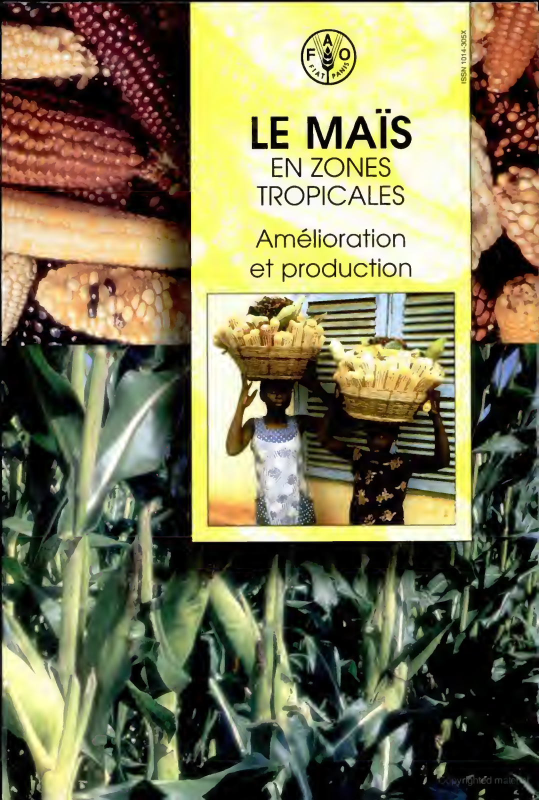


FAO
FIAT PANIS
LE MAÏS
EN ZONES
TROPICALES
Amélioration
et production
ISSN 1014-305X

Collection FAO: Production végétale et protection des plantes *n° 28*

LE MAÏS EN ZONES TROPICALES

Amélioration et production

par

Ripusudan L. Paliwal
Ancien directeur, Programme maïs, CIMMYT
Auteur principal

et

Gonzalo Granados
Honor Renée Lafitte
Alejandro D. Violic
Anciens chercheurs du CYMMYT

Sous la direction technique et la coordination de
Jean-Pierre Marathée
Fonctionnaire principal
Groupe des cultures vivrières
Services des cultures et des pâturages
Division de la production végétale et de la
protection des plantes

ORGANISATION DES NATIONS UNIES POUR L'ALIMENTATION ET L'AGRICULTURE
Rome, 2002



Les appellations employées dans cette publication et la présentation des données qui y figurent n'impliquent de la part de l'Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture aucune prise de position quant au statut juridique des pays, territoires, villes ou zones ou de leurs autorités, ni quant au tracé de leurs frontières ou limites

Tous droits réservés. Les informations ci-après peuvent être reproduites ou diffusées à des fins éducatives et non commerciales sans autorisation préalable du détenteur des droits d'auteur à condition que la source des informations soit clairement indiquée. Ces informations ne peuvent toutefois pas être reproduites pour la revente ou d'autres fins commerciales sans l'autorisation écrite du détenteur des droits d'auteur. Les demandes d'autorisation devront être adressées au Chef du Service des publications, Division de l'information, FAO, Viale delle Terme di Caracalla, 00100 Rome, Italie ou, par courrier électronique, à copyright@fao.org

© FAO 2002

Préface

Le maïs est une des cultures à grains les plus anciennes et une des plantes vivrières parmi les plus productives. Il arrive en tête des céréales dans le tableau de la production mondiale (environ 600 millions de tonnes) et de la productivité (plus de 40 tonnes/ha). Le maïs est originaire du Mexique. A la suite du premier voyage de Christophe Colomb en Amérique à la fin du XV[e] siècle, sa culture s'est propagée dans le monde entier. Sa diffusion fut plus rapide dans les zones tempérées qui représentent encore 40 pour cent des surfaces récoltées et 60 pour cent de la production mondiale. Le rendement moyen sous climat tempéré est nettement plus élevé que sous les tropiques. Toutefois, le maïs tempéré a un cycle plus long que la plupart des maïs tropicaux; aussi le rendement du maïs tropical calculé sur une base journalière n'est-il pas très inférieur à celui du maïs tempéré. La culture du maïs sous les tropiques évolue rapidement et le potentiel qu'offre l'hétérosis commence à être exploité à grande échelle dans les pays en développement.

Les usages du maïs sont multiples; il peut être utilisé comme aliment à différents stades du développement de sa plante: mini épis, épis verts et grains mûrs. La population mondiale (actuellement près de six milliards) devrait atteindre 8 milliards en 2030. Cette augmentation de deux milliards d'habitants proviendra principalement des pays en développement. Il ne fait aucun doute que le rôle du maïs tropical restera considérable pour alimenter une population mondiale croissante.

Le maïs grain, en particulier le grain blanc, est un élément clef de l'alimentation humaine, en particulier en Afrique et en Amérique latine. La demande en maïs continuera à augmenter dans le futur. La FAO prévoit que 60 millions de tonnes supplémentaires seront nécessaires en 2030 pour l'alimentation humaine. D'autre part, en raison de l'augmentation continue du niveau de vie, en particulier dans de nombreux pays d'Asie, la demande de maïs pour l'alimentation animale continuera à croître rapidement. A cet égard, la FAO annonce que la demande en matière de production des aliments pour le bétail et la volaille passera du niveau actuel de 165 millions de tonnes à près de 400 millions en 2030, soit une augmentation de 235 millions de tonnes (240 pour cent). La production de ces 295 millions de tonnes supplémentaires nécessaires en 2030 pour la consommation humaine et l'alimentation animale représente un immense défit. Dans bon nombre de pays il sera très difficile d'accroître les surfaces cultivées: l'augmentation de la production devra provenir d'une augmentation de la productivité et d'une intensification des systèmes actuels de culture.

La participation de la FAO à l'amélioration du maïs remonte à la fin des années 40 avec l'introduction des hybrides de maïs en Europe. Dès lors, l'Organisation a assisté ses membres de façon continue dans l'amélioration de cette culture. En 1958, la FAO publia son premier ouvrage sur le maïs intitulé *La sélection du maïs et la production des semences* et écrit par le Dr Robert W. Jugenheimer, professeur de génétique végétale au collège de l'Université de l'Illinois, Urban, Illinois, Etats-Unis. En 1980 un deuxième livre en deux volumes, intitulé *Amélioration et production du maïs, du sorgho et du petit mil*, fut préparé par un groupe de 18 scientifiques de l'Institut de recherche agricole de l'Inde (IARI), New Delhi, et de l'université de Queensland, Brisbane, Australie, avec l'appui du *Swedish International Development Authority* (SIDA). En raison des importants progrès techniques réalisés en cette fin de XX[e] siècle et des nouveaux défis à relever pour alimenter une population en pleine

croissance, la préparation d'un nouvel ouvrage nous a paru nécessaire. Ce livre, qui présente l'état des connaissances en matière d'amélioration et de production du maïs tropical, est publié par le Service des cultures et des pâturages de la division de la production végétale et de la protection des plantes. Il a été préparé par le Dr Ripusudan Paliwal, ex-directeur du programme maïs du Centre international de l'amélioration du maïs et du blé (CIMMYT), principal collaborateur, et par les Docteurs Gonzalo Granados, Honor Renée Lafitte et Alejandro D. Violic, tous anciens scientifiques du CIMMYT.

Les instituts nationaux de recherche agricole et les services de vulgarisation doivent continuer à soutenir les agriculteurs pour leur permettre d'augmenter leur production de maïs grâce à l'utilisation de variétés améliorées (variétés en pollinisation libre et hybrides) et à l'amélioration des techniques de production. Ce livre favorisera le développement de nouvelles technologies dans l'intérêt des agriculteurs des régions tropicales et devrait ainsi contribuer à l'amélioration de la sécurité alimentaire dans le monde.

Mahmud Duwayri
Directeur
Division de la production végétale et
de la protection des plantes

Remerciements

Au Dr Ripusudan Paliwal, sélectionneur de maïs, ex-directeur du programme maïs du CIMMYT. Auteur principal de cet ouvrage, il consacra sa vaste expérience aux chapitres traitant de la plante et de sa sélection.

Au Dr Gonzalo Granados, entomologiste du maïs, qui a participé pendant plus de vingt-cinq ans aux programmes CIMMYT de sélection du maïs dans les différentes parties du monde. Il a rédigé les chapitres traitant des insectes et de la résistance aux insectes.

Au Dr Honor Renée Lafitte, physiologiste et agronome du maïs, qui a travaillé pendant dix ans avec le CIMMYT. Elle a préparé les chapitres concernant la physiologie et la sélection pour la résistance aux stress abiotiques.

Au Dr Alejandro D. Violic, ex-coordinateur des formations maïs du CIMMYT, spécialiste en agronomie et en sélection. Il a écrit le chapitre sur le contrôle intégré des cultures, principalement consacré à la production du maïs sans travail du sol.

Les contributions du Dr Kevin Gallagher (contrôle intégré des ravageurs) et du Dr Ricardo Labrada (mauvaises herbes) de la Division de la production végétale et de la protection des plantes de la FAO ont été très appréciées.

Nous remercions le CIMMYT pour les commentaires pertinents de ses scientifiques lors de la préparation de ce livre et pour avoir fourni bon nombre de photos qui illustrent cette publication ainsi que CIRAD pour son assistance dans la traduction en français de certains termes techniques.

Nous remercions aussi Melle Alexandra Crudo pour sa participation à la correction de cette version en français et Melle Marie-Hélène Marathée pour sa mise en page.

Enfin, nous remercions les efforts et le dévouement de M. Jean Pierre Marathée, fonctionnaire principal du Groupe des cultures vivrières, Service des cultures et des pâturages (AGPC), sans qui la préparation et la publication de ce livre n'auraient pas été possibles. La version française lui doit plus encore, puisqu'il a traduit ce livre de l'anglais au français.

Marcio Porto
Chef de service
Service des cultures et des pâturages
Division de la production végétale et
de la protection des plantes

Table des matières

Liste des tableaux

Liste des figures

Liste des photos

Copyrighted material

Introduction au maïs et son importance

R.L. Paliwal

Le maïs, *Zea mays* L., est l'un des grains alimentaires les plus anciens que nous connaissions. Il appartient à la famille des Poaeés (Graminées), tribu des Maydés, et il est la seule espèce cultivée de ce genre. Les autres espèces du genre *Zea*, appelées communément téosinte, et les espèces du genre *Tripsacum* connues en anglais sous le nom de *gama grass* sont les formes parentales de *Zea mays*. Elles sont classées comme appartenant au «Nouveau Monde» car leur centre d'origine se trouve en Amérique.

Au début, les taxinomistes ont considéré les genres *Zea* et *Euchlaena* (dont faisait partie le téosinte) comme deux genres séparés. Aujourd'hui, en raison de leur compatibilité d'hybridation et d'études cytogénétiques, on admet d'une façon générale qu'ils appartiennent tous deux au genre *Zea* (Reeves et Mangelsdorf, 1942). Le téosinte et le *Tripsacum* sont deux sources génétiques importantes de caratères utiles à l'amélioration du maïs.

Parmi les Maydés orientales, seul le genre Coix est considéré comme important dans le sud et le sud-est de l'Asie (Jugenheimer, 1985; Koul et Paliwal, 1964). Il est utilisé comme culture fourragère et ses grains sont éclatés (*pop-corn*) et consommés comme collation. Les quatre autres genres des Maydés orientales, *Sclerachne*, *Polytoca*, *Chionachne* et *Trilobachne* ne présentent pour l'instant, que peu d'intérêt sur le plan économique.

Zea mays est la seule espèce cultivée de grande importance économique de la tribu des Maydés. Il est connu sous différents noms. Le plus utilisé dans les pays anglophones est *maize*, excepté aux Etats-Unis et au Canada où il est appelé *corn*. Son nom en espagnol est *maíz*, en français *maïs*, en portugais *milho*. Il est connu sous le nom de *makka* ou *makki* dans le sous-continent indien.

Le maïs cultivé est une plante complètement domestiquée: l'homme et le maïs ont vécu et ont évolué ensemble depuis des temps très anciens. Le maïs, complètement dépendant des soins de l'homme, ne pousse pas spontanément et ne peut survivre dans la nature (Wilkes, 1985; Galinat, 1988; Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1966).

Le maïs est l'une des espèces cultivées les plus productives. C'est une plante en C_4 avec un taux d'activité photosynthétique élevé. Considéré individuellement, son taux de multiplication est de 1: 600-1000 (Aldritch, Scott et Leng, 1975). Il possède le potentiel de production d'hydrate de carbone le plus élevé par unité de surface et par jour. Il a été la première céréale dont la culture a connu d'importantes transformations technologiques comme cela a été mis en évidence dans l'histoire bien documentée du maïs hybride aux Etats-Unis et en Europe. Le succès de la culture du maïs à partir d'une technologie basée sur la science a stimulé une révolution agricole généralisée dans de nombreuses parties du monde.

Aujourd'hui le maïs est, par sa production, la première céréale dans le monde, avant le blé et le riz décortiqué qui occupe la troisième place. C'est aussi la première céréale pour son rendement en grain par hectare. Il a une importance économique de premier ordre au niveau mondial pour l'alimentation humaine, pour l'alimentation animale ou comme source d'un grand nombre de produits industriels. La

diversité des environnements dans lesquels le maïs est cultivé est supérieure à celle de toutes les autres cultures. Originaire des tropiques où il est devenu une plante alimentaire à haut rendement, le maïs est aujourd'hui cultivé jusqu'à une latitude nord de 58° au Canada et en Russie, et jusqu'à une latitude sud de 40° en Argentine et au Chili. La majorité du maïs est cultivé à moyenne altitude, mais il est aussi cultivé sous le niveau de la mer dans les plaines de la Caspienne et jusqu'à 3 800 mètres au-dessus du niveau de la mer dans la cordillère des Andes. Sa culture continue à s'étendre vers de nouvelles surfaces et de nouveaux environnements.

Le maïs est classé en deux types distincts selon la latitude et l'environnement dans lesquels il est cultivé. Le maïs cultivé sous des climats chauds, entre l'équateur et 30° de latitude nord ou sud, est appelé maïs tropical tandis que celui cultivé sous des climats plus froids, au-delà de 34° de latitude nord ou sud, est classé comme maïs tempéré. Les maïs subtropicaux sont cultivés entre 30° et 34° de latitude. Ceci est une description très générale car les maïs tropicaux et tempérés n'obéissent pas à des limites de latitudes ou régionales rigides. Le maïs tropical est à son tour, d'après son environnement, divisé en trois sous-classes: basses terres, moyenne altitude et hautes terres. Cette classification des types de maïs basée sur l'environnement a été décrite en détail par Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996).

Globalement, le maïs est cultivé sur plus de 140 millions d'hectares (FAO, 1999) avec une production annuelle d'environ 600 millions de tonnes. Le maïs tropical est cultivé dans 66 pays et présente un intérêt économique dans 61 d'entre eux, chacun semant plus de 50 000 hectares. Il est cultivé sur environ 61,5 millions d'hectares pour une production annuelle de 111 millions de tonnes. Le rendement moyen du maïs sous les tropiques est de 1 800 kg/ha contre une moyenne mondiale de 4 200 kg/ha. Le rendement moyen du maïs en zone tempérée est de 7 000 kg/ha (CIMMYT, 1994). Le maïs tempéré possède néanmoins un cycle végétatif plus long que la plupart des maïs tropicaux; ceci a pour effet de relever le rendement du maïs tropical quand il est comparé sur une base journalière. Malgré tout, la productivité du maïs sous les tropiques est beaucoup plus basse qu'en zone tempérée. Il y a quelques exceptions où la productivité du maïs tropical est comparable à celle des zones tempérées; c'est le cas du maïs cultivé pendant l'hiver en zone tropicale.

La place du maïs sous les tropiques change rapidement. Un nombre croissant de germplasms améliorés adaptés aux régions tropicales, avec un bon indice de récolte et une forte productivité, est maintenant disponible. L'hétérosis et son potentiel commencent à être exploités à grande échelle dans les pays en développement. Avec l'expansion de la production et de la commercialisation des semences par les secteurs public et privé, les hybrides supérieurs et les variétés améliorées sont maintenant plus facilement accessibles aux agriculteurs.

Les usages du maïs sont multiples et variés. C'est la seule céréale qui puisse être utilisée comme aliment à diverses étapes du développement de sa plante. Les jeunes épis de maïs (mini épis) récoltés dès la floraison de la plante sont utilisés comme légume. Les épis tendres de maïs doux sont un mets délicieux consommé de différentes façons. Les épis verts du maïs normal sont aussi utilisés à grande échelle, grillés ou bouillis, et sont consommés comme nourriture au stade pâteux dans plusieurs pays. La plante, qui est encore verte quand les épis sont récoltés au stade mini épi ou verts, fournit un bon fourrage. Cet aspect est particulièrement important avec l'augmentation de la pression sur des terres en surface limitée où des systèmes de cultures plus intensifs doivent être pratiqués pour produire suffisamment de nourriture pour une population en constante croissance. Au Vietnam, l'intensité de culture est de 270 pour

cent et la culture du maïs, souvent transplantée dans le nord avec une occupation du sol de courte durée, joue un rôle important dans le maintien d'un haut niveau d'intensité de culture.

Il est prévu que la demande de maïs, aussi bien pour l'alimentation humaine qu'animale, augmente dans les prochaines décennies à un rythme supérieur à celui du riz et du blé. Byerlee et Saad (1993) ont prévu que le taux de croissance de la demande de maïs durant la période 1990-2005 augmenterait de 4,1 pour cent par an dans les pays développement, contre un taux mondial annuel de 2,6 pour cent.

Tous ces indicateurs font du maïs une culture qui doit être soutenue pour pouvoir alimenter la population croissante du monde. La réponse à la demande croissante pour l'alimentation humaine et animale doit être apportée par les principales céréales, y compris le maïs qui présente un avantage comparatif dans les environnements défavorables. Le maïs n'a pas encore atteint sa limite de diffusion dans les environnements où il pourrait être cultivé, et le moment est venu de profiter de son fort potentiel de productivité sous les tropiques.

BIBLIOGRAPHIE

Aldrich, S.R., Scott, W.O. & Leng, E.R. 1975. *Modern corn production,* 2nd ed. Champaign, IL, USA, A & L Publications.

Byerlee, D. & Saad, L. 1993. *CIMMYT's economic environment to 2000 and beyond – a revised forecast.* Mexico, DF, CIMMYT.

CIMMYT. 1994. *1993/94 world maize facts and trends.* Mexico, DF.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* 3rd ed., p. 1-31. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Jugenheimer, R.W. 1985. *Corn improvement, seed production and uses.* Malabar, FL, USA, Robert E. Krieger Publishing.

Koul, A.K. & Paliwal, R.L. 1964. Morphology and cytology of a new species of *Coix* with 32 chromosomes. *Cytologia,* 29: 375-386.

Kumar, M. & Sachan, J.K.S. 1991. Maize and its Asiatic relatives. *In* K.R. Sarkar, N.N. Singh & J.K.S. Sachan, eds. *Maize genetics perspectives,* p. 32-52. New Delhi, Indian Society of Genetics and Plant Breeding.

Reeves, R.G. & Mangelsdorf, P.C. 1942. A proposed taxonomic change in the tribe Maydeae. *Am. J. Bot.,* 29: 815-817.

Wilkes, H.G. 1985. Teosinte: the closest relative of maize revisited. *Maydica,* 30: 209-223.

Origine, évolution et diffusion du maïs

R.L. Paliwal

ORIGINE

Bien que beaucoup ait déjà été dit et écrit sur l'origine du maïs, il existe encore de nombreux désaccords sur les détails de son origine. Il est généralement admis que le maïs a été l'une des premières rares plantes alimentaires cultivées par les femmes et les hommes qui démarrèrent l'agriculture il y a 7 000 à 10 000 ans. Le témoignage le plus ancien de l'utilisation du maïs comme aliment provient des sites archéologiques du Mexique, où de petits épis estimés avoir plus de 5 000 ans ont été trouvés dans les caves d'anciens habitants (Wilkes, 1979, 1985). Les diverses théories concernant l'origine de cette plante sont décrites et résumées ci-dessous.

Origine asiatique

Le maïs serait originaire d'Asie, probablement de la région de l'Himalaya; il résulterait d'un croisement entre *Coix* spp. et quelque Andropogoné, qui pourrait être une espèce du genre *Sorghum*, tous deux présentant cinq paires de chromosomes (Anderson, 1945). Cette théorie n'a pas eu beaucoup de succès et l'on reconnaît aujourd'hui que le maïs est l'une des cultures vivrières que le nouveau monde a données à l'humanité. Néanmoins, la théorie décrivant le maïs comme un amphidiploïde est renforcée par des études de cytologie et de marqueurs moléculaires (voir le chapitre «Cytogénétique du maïs tropical»).

Origine andine

Le maïs serait originaire des hautes terres andines du Pérou, Bolivie et Equateur (Mangelsdorf et Reeves, 1959). La principale justification de cette hypothèse est la présence de maïs parlé en Amérique du Sud et la grande variabilité génétique du maïs andin, en particulier dans les hautes terres du Pérou. Une objection sérieuse à cette hypothèse est que nous ne lui connaissons aucun parent sauvage dans ces hautes terres (Wilkes, 1989). Au cours de ces dernières années, Mangelsdorf a repoussé l'hypothèse de l'origine andine.

Origine mexicaine

Beaucoup de chercheurs pensent que le maïs est originaire du Mexique, pays où maïs et téosinte ont coexisté depuis des temps anciens et où ces deux espèces présentent une grande biodiversité (Weatherwax, 1955). La découverte de pollen fossile et d'épis de maïs dans des sites archéologiques de la région renforce fortement l'hypothèse de cette origine mexicaine.

ÉVOLUTION

Le débat sur l'origine du maïs continue de nos jours; il ne présente pas seulement un intérêt académique. Il est important pour la promotion rapide des programmes d'amélioration mais également pour le transfert de caractères intéressants des parents sauvages et des variétés locales vers le maïs, dans un effort continu d'évolution et d'amélioration de cette culture. Les références des articles importants sur ce sujet sont données dans la bibliographie à la fin de ce chapitre. Les diverses théories actuelles sur l'origine du maïs sont décrites et résumées ci-dessous.

Origine à partir du maïs tuniqué (ou vêtu)

Mangelsdorf défend l'hypothèse selon laquelle le maïs descendrait d'une forme sauvage de maïs tuniqué, autrefois indigène des bassesterres d'Amérique du Sud. Il a suggéré par la suite que le téosinte était un hybride naturel entre *Zea* et *Tripsacum* (Mangelsdorf, 1947, 1952, 1974; Mangelsdorf et Reeves, 1939, 1959). Bien que Mangelsdorf ait, par la suite, écarté cette hypothèse, elle a généré et stimulé un grand nombre de recherches. Récemment, l'hypothèse de la participation des trois espèces maïs tuniqué, téosinte et *Tripsacum* a été largement rejetée car elle n'est pas soutenue par les études de cytotaxonomie et cytogénétique du maïs et du téosinte.

Origine à partir du maïs sauvage

Le maïs tirerait son origine d'un maïs sauvage des hautes terres du Mexique ou du Guatemala qui aurait aujourd'hui disparu (Weatherwax, 1954, 1955; Mangelsdorf, 1974). Randolph (1959) a suggéré que les ancêtres du maïs cultivé pouvaient être quelques formes sauvages de cette espèce. Le maïs primitif, téosinte et *Tripsacum* divergèrent des milliers d'années avant que le maïs sauvage n'évolue suffisamment pour devenir utilisable et qu'il ne soit cultivé. Cette théorie n'a elle aussi reçu que peu de considération car aucune forme sauvage de maïs n'a pu encore être trouvée.

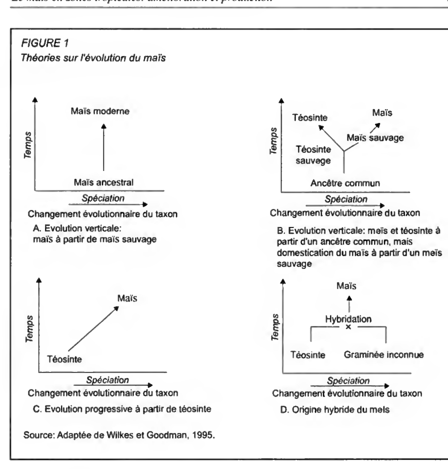
Origine à partir du téosinte

Le maïs dériverait du téosinte par mutation et sélection naturelle (Longley, 1941) ou sous l'effet de la sélection des premiers agriculteurs (Beadle, 1939,1978, 1980). Il est généralement admis que le téosinte est l'ancêtre sauvage et/ou le parent du maïs et qu'il est directement lié à l'apparition du maïs cultivé. L'hypothèse de Beadle selon laquelle le maïs est une forme domestiquée de téosinte a été fortement appuyée (Iltis, 1983; Mangelsdorf, 1986; Galinat, 1988, 1995; Goodman, 1988; Doebley, 1990).

Les grains de téosinte sont enfermés dans des fruits à enveloppes dures. Les composantes de ces enveloppes dures sont aussi présentes chez le maïs, mais leur développement est interrompu. Les grains ne sont donc pas enfermés comme dans le cas du téosinte, mais au contraire exposés sur l'épi. Doebley et Stec (1991, 1993), Doebley *et al.* (1990) et Dorweiler *et al* (1993) ont identifié, décrit et repéré sur la carte génétique, un locus de caractère quantitatif (QTL) tga1 (architecture de la glume de téosinte 1) qui contrôle la différence fondamentale entre le téosinte et le maïs. Lorsque ce QTL du maïs, Tga1, a été transféré au téosinte, son grain n'était plus étroitement attaché à la cupule mais en partie exposé. Au cours de l'expérimentation contraire, quand le QTL de téosinte, tga1 a été transféré au maïs, la glume est devenue plus dure et a développé des caractéristiques semblables à celle du téosinte. Cette découverte du tga1 élucide l'une des étapes les plus probables de la transformation du téosinte en maïs. Elle montre aussi qu'une évolution vers une nouvelle adaptation peut être gouvernée par un seul locus et avoir lieu en relativement peu d'étapes importantes (Orr et Coyne, 1992). Iltis et Doebley (1980) ont avancé que le maïs et le téosinte sont deux sous-espèces de *Zea mays*. Bien qu'elle reçoive l'appui des botanistes, cette opinion est rejetée par de nombreux sélectionneurs de maïs.

Quelques scientifiques ne sont pas d'accord avec la théorie de l'évolution téosinte-maïs et pensent que le maïs tient son origine d'un ancêtre sauvage du maïs (Mangelsdorf, 1986; Wilkes, 1985, 1989). Wilkes (1979) et Wilkes et Goodman (1995) ont résumé sous forme de diagrammes les modèles probables de l'origine du maïs. Ce sont: (a) évolution verticale du maïs moderne à partir d'un maïs sauvage; (b) évolution du maïs et du téosinte dérivés d'un ancêtre commun et séparation durant le processus d'évolution; (c) progression du

FIGURE 1
Théories sur l'évolution du maïs



A. Evolution verticale: maïs à partir de maïs sauvage

B. Evolution verticale: meïs et téosinte à partir d'un ancêtre commun, mais domestication du maïs à partir d'un meïs sauvage

C. Evolution progressive à partir de téosinte

D. Origine hybride du mels

Source: Adaptée de Wilkes et Goodman, 1995.

téosinte en maïs; et (d) hybridation, le maïs étant un hybride entre téosinte et une graminée inconnue (figure 1). Des études récentes montrent que la nature amphidiploïde ou tétraploïde du caryotype de maïs ajoute une dimension de plus au mystère de son origine (figure 2).

Que le maïs tire son origine du téosinte ou que le téosinte et le maïs aient des origines distinctes, il est indiscutable qu'il y a eu une large introgression du génome du téosinte dans celui du maïs durant son évolution et sa domestication au Mexique. A partir des évidences disponibles, on peut aussi conclure que l'origine du maïs implique les mutations de plusieurs locus de l'ancêtre du téosinte et le transfert de ces gènes dans un environnement génétique favorable sous l'effet d'un plus grand nombre de locus mineurs (Galinat, 1988; Doebley, 1984). La remarquable transformation d'une graminée herbeuse en une plante fortement productive avec un épi garni de grains comestibles en un laps de temps si court, par sélection naturelle ou sous l'œil attentionné des premiers agriculteurs-sélectionneurs, est difficilement compréhensible.

D'après les considérations précédentes sur l'évolution du maïs, les scénarios suivants

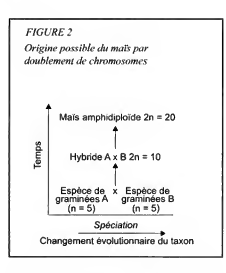


FIGURE 2
Origine possible du maïs par doublement de chromosomes

peuvent être retenus pour l'amélioration future du maïs tropical.

Jusqu'à maintenant, il n'y a aucune preuve démontrant une introgression de gènes de Maydé oriental vers le maïs cultivé. Les essais de croisement de l'espèce *Coix* avec le maïs cultivé n'ont pas abouti (Koul et Paliwal, 1964; Kumar et Sachan, 1991). Les tentatives de transfert des gènes du genre *Sorghum* (tribu des Andropogonées) par hybridation conventionnelle ont jusqu'à présent échoué.

Le téosinte et le maïs se croisent spontanément et les gènes de résistance et de tolérance aux stress naturels présents dans le téosinte auraient déjà été transférés au maïs. Néanmoins, certains segments de chromosomes de téosinte ne peuvent pas se recombiner librement avec ceux du maïs. Galinat (1988) croit que l'histoire de la transformation du téosinte en maïs sous l'action de la sélection humaine offre d'immenses possibilités quant à l'utilisation de la variabilité génétique existante et nouvelle des populations de téosinte pour améliorer la plante de maïs par sélection créative (voir aussi Wilkes, 1989). La découverte du téosinte sauvage diploïde (*Zea diploperennis*) a apporté des possibilités supplémentaires qui devraient être exploitées.

Tripsacum, l'autre parent sauvage du maïs, ne s'hybride pas spontanément avec le téosinte et le maïs. Néanmoins, il est le seul genre dont le croisement avec le maïs a donné naissance à des hybrides viables, pouvant arriver à maturité. Ceci a été possible avec des espèces diploïdes avec 36 chromosomes (James, 1979). De Wet, Harlan (1974, 1978) et plus récemment Leblanc *et al* (1995) font état de croisements réussis entre le maïs et quelques espèces tétraploïdes de *Tripsacum*. Certains segments du chromosome de *Tripsacum* peuvent être substitués aux segments de maïs et ainsi des échanges génétiques entre le maïs .et *Tripsacum* peuvent s'opérer. Les bénéfices de telles introgressions expérimentales de *Tripsacum* ont été décrits par plusieurs chercheurs (Galinat, 1988; Wilkes, 1989). De nouvelles méthodes ont été mises au point avec succès dans le but de croiser *Tripsacum* avec le maïs et ceci a ouvert de nouvelles possibilités de transfert des caractères intéressants au maïs (Jewell and Islam Faridi, 1994; Lebalne *et al.*, 1995). Le transfert d'un système de reproduction apomictique de *Tripsacum* au maïs a été entrepris (Leblanc *et al*, 1995; Savidan, Grimanelli et Leblanc, 1995). Ceci pourrait radicalement changer la sélection du maïs dans le futur et faciliter l'utilisation de semences de variétés à haut rendement et d'hybrides par les agriculteurs des pays en développement.

DIFFUSION DU MAÏS

La diffusion du maïs depuis son centre d'origine au Mexique vers les différentes parties du monde a été aussi remarquable et rapide que son évolution en une plante vivrière cultivée et productive. Les diverses tribus indigènes d'Amérique centrale ont transporté cette plante vivrière dans d'autres régions et pays d'Amérique latine et des Caraïbes, puis aux États-Unis et au Canada. Les explorateurs européens rapportèrent le maïs en Europe et les commerçants l'emportèrent plus tard en Asie et en Afrique. On pense que vers l'an 1000

de notre ère, le maïs avait été amélioré par les agriculteurs grâce à un processus de sélection où seuls les plus gros épis présentant les caractéristiques intéressantes étaient conservés, pour être semés la saison suivante. Cette forme de sélection des plus gros épis est encore pratiquée par les agriculteurs du Mexique pour maintenir la pureté des races de maïs qu'ils désirent conserver. Dans les hautes terres du Mexique central, ceci a pris la forme d'un rituel où une fonction religieuse intervient chaque année. Après la récolte du maïs, les agriculteurs se rassemblent pour une fête religieuse et apportent avec eux leurs plus beaux épis. Le producteur et propriétaire des épis les plus gros et les meilleurs est honoré au cours de ces cérémonies (Listman et Estrada, 1992).

Quand Christophe Colomb arriva à Cuba en 1492, les agriculteurs américains du Canada au Chili cultivaient leurs variétés améliorées de maïs. Quand il retourna en Espagne en 1493, il emporta probablement avec lui quelques grains des variétés locales caraïbes cornées. A la fin du XVI[e] siècle, le maïs était très cultivé en Italie, en Espagne et dans le sud de la France. La diffusion du maïs se poursuivit vers les autres continents de l'Ancien Monde. On pense que ce sont les commerçants portugais qui introduisirent le maïs en Afrique au début du XVI[e] siècle, ceux-ci étant intéressés par sa culture sur un plan économique dans le contexte du commerce des esclaves. Miracle (1966), qui a mené des études approfondies sur le maïs en Afrique, pense que le maïs a été introduit en Afrique en plusieurs lieux et à différentes époques. Des arguments linguistiques font penser que beaucoup de régions tropicales d'Afrique ont reçu le maïs par le Sahara et que des commerçants arabes pourraient être impliqués dans sa diffusion.

Le maïs atteint l'Asie du Sud au début du XVI[e] siècle (Brandolini, 1970) par l'intermédiaire de commerçants portugais et de commerçants arabes de Zanzibar. Il est aussi probable que le maïs fut d'abord introduit au nord-ouest de l'Himalaya par des commerçants travaillant le long de la route de la soie. Il se diffusa alors dans la plupart des régions himalayennes (Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996). Il existe une école qui soutient que des contacts précolombiens existaient entre le nouveau et l'ancien monde, y compris avec l'Asie (Marszewski, 1978), et que des formes primitives de maïs ont atteint l'Asie à des époques précolombiennes. Anderson (1945) et Stonor et Anderson (1949) prétendirent que l'Himalaya était un centre secondaire pour l'origine du maïs. Dans les régions himalayennes du Sikkim et du Bhoutan, on trouve des types de maïs que l'on ne rencontre nulle part ailleurs, comme par exemple le maïs *Primitif Sikkim*. Mangelsdorf (1974) pense qu'aucun témoignage ne soutient l'origine asiatique du maïs ou encore la présence précolombienne du maïs en Inde ou en Asie.

Ho (1956) affirme que le maïs a été introduit en Chine au début du XVI[e] siècle par les voies maritime et terrestre. Suto et Yoshida (1956) signalent que le maïs a été introduit pour la première fois au Japon vers 1580 par les marins portugais. Le maïs devint une culture vivrière en Asie du Sud vers 1550, et vers 1650 cette culture était bien établie en Indonésie, aux Philippines et en Thaïlande. Vers 1750 le maïs était très cultivé dans les provinces du Fou Kien, du Hou Nan et du Se Tchouan au sud de la Chine. C'est ainsi qu'en moins de 300 ans le maïs fit le tour du globe et devint une importante culture vivrière dans la plupart des pays du monde (Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996).

BIBLIOGRAPHIE

Anderson, E. 1945. What is *Zea mays*? A report of progress. *Chron. Bot.*, 9: 88-92.

Beadle, G.W. 1939. Teosinte and the origin of maize. *J. Hered.*, 30: 245-247.

Beadle, G.W. 1978. Teosinte and the origin of maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding*

and genetics, p. 113-128. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Beadle, G.W. 1980. The ancestry of corn. *Sci. Am.*, 242: 112-119.

Brandolini, A. 1970. Maize. *In* O.H. Frankel & E. Bennett, eds. *Genetic resources in plants: their exploration and conservation*, p. 273-309. Philadelphia, PA, USA, F.A. Davis.

de Wet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1974. *Tripsacum*-maize interaction: a novel cytogenetic system. *Genetics*, 78: 493-502.

de Wet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1978. *Tripsacum* and the origin of maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 129-141. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Doebley, J. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Econ. Bot.*, 44: 6-27.

Doebley, J. 1994. Genetics and the morphological evolution of maize. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 66-77. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Doebley, J. & Stec, A. 1991. Genetic analysis of the morphological differences between maize and teosinte. *Genetics*, 129: 285-295.

Doebley, J. & Stec, A. 1993. Inheritance of the morphological differences between maize and teosinte: comparison of results for two F_2 populations. *Genetics*, 134: 559-570.

Doebley, J., Stec, A., Wendel, J. & Edwards, M. 1990. Genetic and morphological analysis of a maize-teosinte F_2 population: implications for the origin of maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87: 9888-9892.

Dorweiler, J., Stec, A., Kermicle, J. & Doebley, J. 1993. Teosinte glume architecture 1: a genetic locus controlling a key step in maize evolution. *Science*, 262: 233-235.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world*. Boulder, CO, USA, Westview Press.

Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 1-31. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Galinat, W.C. 1995. El origen del maiz: el grano de la humanidad – The origin of maize: grain of humanity. *Econ. Bot.*, 49: 3-12.

Goodman, M.M. 1988. The history and evolution of maize. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 7: 197-220.

Ho, P.T. 1956. The introduction of American food plants into China. *Am. Anthrop.*, 57: 191-201.

Iltis, H.H. 1983. From teosinte to maize: the catastrophic sexual transmutation. *Science*, 222: 886-894.

Iltis, H.H. & Doebley, J. 1980. Taxonomy of *Zea* (Gramineae). II. Subspecific categories in the *Zea mays* complex and a generic synopsis. *Am. J. Bot.*, 67: 994-1004.

James, J. 1979. New maize and *Tripsacum* hybrids for maize improvement. *Euphytica*, 28: 1-9.

Jewell, D.J. & Islam Faridi, N. 1994. Use of maize x *Tripsacum* hybrids for stress breeding in maize. *In* G.E. Edmeades & J.A. Deutsch, eds. *Stress tolerance breeding: maize that resists insects, drought, low nitrogen and acid soils*, p. 93-95. Mexico, DF, CIMMYT.

Koul, A.K. & Paliwal, R.L. 1964. Morphology and cytology of a new species of *Coix* with 32 chromosomes. *Cytologia*, 29(4): 375-386.

Kumar, M. & Sachan, J.K.S. 1991. Maize and its Asiatic relatives. *In* K.R. Sarkar, N.N. Singh & J.K.S. Sachen, eds. *Maize genetics perspectives*, p. 35-52. New Delhi, IARI.

Leblanc, O.D., Grimanelli, D., González de León, D. & Savidan, Y. 1995. Detection of the apomixis mode of reproduction in maize-*Tripsacum* hybrids using maize RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.*, 90: 1198-1203.

Listman, G.M. & Estrada, F.P. 1992. Mexican prize for the giant maize of Jala: source of community pride and genetic resources conservation. *Diversity*, 8: 14-15.

Longley, A.E. 1941. Chromosome morphology in maize and its relatives. *Bot. Rev.*, 7: 263-289.

Mangelsdorf, P.C. 1947. The origin and evolution of maize. *In* M. Demerec, ed. *Advances in genetics*. I, p. 161-207. New York, NY, USA, Academic Press.

Mangelsdorf, P.C. 1952. Hybridization in the evolution of maize. *In* J.W. Gowen, ed. *Heterosis*, p. 175-198. Ames, IA, Iowa State College Press.

Mangelsdorf, P.C. 1974. *Corn, its origin, evolution and improvement.* Cambridge, MA, USA, Belknap Press, Harvard University Press.

Mangelsdorf, P.C. 1986. The origin of corn. *Sci. Am.*, 255(2): 72-78.

Mangelsdorf, P.C. & Reeves, R.G. 1939. The origin of Indian corn and its relatives. *Texas Agric. Exp. Sta. Bull. 574*, p. 1-315.

Mangelsdorf, P.C. & Reeves, R.G. 1959. The origin of corn. III. Modern races, the product of teosinte introgression. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.*, 18: 389-411.

Marszewski, T. 1978. The problem of the introduction of primitive maize into Southeast Asia. *Folio Orient.*, 19: 127-163.

Miracle, M.P. 1966. *Maize in tropical Africa.* Madison, WI, USA, The University of Wisconsin Press.

Orr, H.A. & Coyne, J.A. 1992. The genetics of adaptation – a reassessment. *Am. Nat.*, 140: 725.

Randolph, L.F. 1959. The origin of maize. *Indian J. Genet. Plant Breed*, 19: 1-12.

Savidan, Y. Grimanelli, D. & Leblanc, O. 1995. Transferring apomixis from *Tripsacum* to maize: progress and challenges. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 86-92. Mexico, DF, CIMMYT.

Stonor, C.R. & Anderson, E. 1949. Maize among the hill peoples of Assam. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 36: 355-404.

Suto, T. & Yoshida, Y. 1956. Characteristics of the oriental maize. *In* H. Kihara, ed. *Land and crops of Nepal Himalaya*, vol. 2, p. 375-530. Kyoto, Japan, Fauna and Flora Res. Soc. Kyoto University.

Weatherwax, P. 1954. *Indian corn in old America.* New York, NY, USA, MacMillian Publishing.

Weatherwax, P. 1955. History and origin of corn. I. Early history of corn and theories as to its origin. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement*, 1st ed., p. 1-16. New York, NY, USA, Academic Press.

Wilkes, H.G. 1979. Mexico and Central America as a centre for the origin of agriculture and the evolution of maize. *Crop Improv.*, 6(1): 1-18.

Wilkes, H.G. 1985. Teosinte: the closest relative of maize revisited. *Maydica*, XXX: 209-223.

Wilkes, H.G. 1989. Maize: domestication, racial evolution and spread. *In* D.R. Harris & G.C. Hillman, eds. *Forage and farming*, p. 440-454. London, Unwin Hyman.

Wilkes, H.G. & Goodman, M.M. 1995. Mystery and missing links: the origin of maize. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 1-6. Mexico, DF, CIMMYT.

Morphologie du maïs tropical

R.L. Paliwal

Une plante de maïs tropical est haute, feuillue et possède un système racinaire fibreux; elle a généralement une seule tige principale possédant jusqu'à 30 feuilles. Une ou quelquefois deux ramifications se développent à l'aisselle des feuilles de la partie supérieure de la plante. Elles sont terminées par une inflorescence femelle, qui se transforme en épi couvert de spathes. Ceci est la partie de la plante qui emmagasine des réserves. La plante se termine par une inflorescence mâle, la panicule. Elle est composée d'un axe central et de plusieurs branches latérales avec des fleurs qui produisent toutes des grains de pollen en abondance. La comparaison des caractéristiques morphologiques essentielles entre le maïs et ses plus proches parents, téosinte et *Tripsacum*, est proposée dans le tableau n°1. Les détails et les variations morphologiques du maïs, ainsi que les divers stades de développement de la plante, sont présentés ci-dessous.

Le développement d'une plante de maïs a été décrit avec d'excellentes illustrations dans la publication *How a corn plant develops* (Ritchie et Hanway, 1992). Pour faciliter cette description, la présentation du développement et de la morphologie de la plante de maïs sera divisée en six parties: (i) plantule; (ii) système racinaire; (iii) système caulinaire végétatif; (iv) système caulinaire reproductif; (v) grains de pollen et soies; et (vi) fruits et semences.

PLANTULE

Les différentes parties du grain et de l'embryon sont représentées sur la figure 3. Une bonne description des plantules de maïs a été faite par Onderdonk et Ketcheson (1972). Quand la graine est semée en sol humide, elle absorbe de l'eau et commence à gonfler. Ce processus se manifeste plus rapidement lors de températures élevées, courantes dans la plupart des pays tropicaux durant l'été. Sous de telles conditions, les semences commencent à germer au bout de deux ou trois jours. Pendant la saison d'hiver et dans les autres sols frais comme dans les hautes terres, le processus est retardé et l'émergence de la radicule peut prendre jusqu'à huit jours selon la température du sol. D'autre part, la température du sol dans certaines conditions peut être si élevée au moment du semis qu'elle peut entraîner la mort de la semence, surtout lorsque l'humidité est faible. Ceci arrive en culture pluviale, lorsque le maïs est semé en sol sec avant les pluies.

Quand la germination commence, le coléorhize s'allonge et perce le péricarpe, puis la radicule perce le coléorhize. Peu de temps après l'émergence de la radicule, trois ou quatre racines séminales apparaissent à leur tour. En même temps ou juste après, la plumule couverte par le coléoptile apparaît à l'autre extrémité du grain. Le coléoptile est poussé vers la surface du sol par la rapide élongation du mésocotyle. Il offre une très grande plasticité dans son taux de croissance et d'élongation. Quand le sommet du coléoptile perce la surface du sol, l'élongation du mésocotyle cesse, la plumule émerge du coléoptile et apparaît à son tour.

Le maïs est normalement semé à une profondeur de 5 à 8 cm si l'humidité est adéquate à cette profondeur. La levée rapide et régulière des plantules se fait alors en quatre ou cinq jours. Cette durée augmente lors de

TABLEAU 1
Caratéristiques morphologiques du maïs, téosinte et *Tripsacum*

Aspect de la plante	Maïs	Téosinte	*Tripsacum*
Comportement	Annuel	Annuel ou pérenne avec des rhizomes	Pérenne avec des rhizomes
Multiplication	Par semences	Par semences et végétative	Végétative et aussi par semences
Systémeracinaire	Saisonnier	Persistent et saisonnier	Persistent
Système caulinaire	Tige principale peu de talles	Avec des talles et ramifications	Talles abondantes et ramifications
Feuilles	Larges	Semblables au maïs	Etoites à moyennes
Inflorescence latérale	Femelle	Principalement femelle et quelques mélanges	Mélangée
Inflorescence terminale	Mâle, grande et dominante	Mâle, moyenne	Mélangée
Epillets femelles	Par paires	Simples	Simples
Epillets mâles	Par paires	Par paires	Par paires
Epi	Nombreux rangs, couvert par les spathes	Deux rangs, couvert de spathes	Deux rangs, découvert
Fruit	Nu, non-déhiscent	Couverture rigide à cupule, déhiscent	Couverture ngide déhiscent
Reproduction	Sexuelle	Sexuelle	Apomictique et sexuelle
Semence	Pas de dormance	Dormance dans quelques cas	Dormance

semis plus profonds. Dans certains environnements, par exemple dans les hautes terres du Mexique, la semence est normalement mise à des profondeurs de 12 à 15 cm dans le but d'atteindre une humidité suffisante pour assurer une bonne germination. Dans ces conditions, les génotypes pourvus d'un mésocotyle fort et se développant rapidement présentent un avantage.

SYSTÈME RACINAIRE

Les racines séminales se développent à partir de l'extrémité de la radicule de la semence à la profondeur à laquelle celle-ci a été semée. La croissance de ces racines diminue après l'apparition de la plumule au-dessus de la surface du sol; elle cesse pratiquement vers le stade trois feuilles de la plantule. Les premières racines adventives commencent à se développer à partir du premier nœud au sommet du mésocotyle. Ceci se passe à une profondeur à peu près constante, quelle que soit la profondeur à laquelle la semence a été placée. Un groupe de racines adventives se développe à partir de chaque nœud jusqu'à sept à dix nœuds, tous sous la surface du sol. Ces racines adventives se développent en un épais réseau de racines fibreuses. Les racines séminales mentionnées précédemment peuvent continuer à fonctionner pendant toute la durée de vie de la plante; toutefois leur rôle est limité. Les racines adventives jouent le rôle principal dans

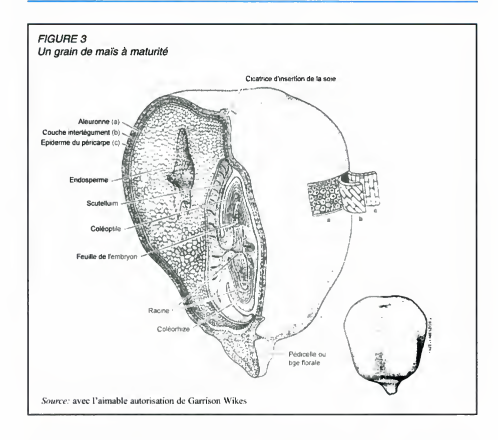


FIGURE 3
Un grain de maïs à maturité

Source: avec l'aimable autorisation de Garrison Wikes

l'ancrage de la plante et en outre, elles absorbent l'eau et les éléments nutritifs. Mistrik et Mistrikova (1995) ont trouvé que les racines séminales adventives représentaient environ 52 pour cent de la masse racinaire totale, tandis que les racines nodales en représentaient 42 pour cent.

Quelques racines adventives se développent sur deux ou trois nœuds au-dessus de la surface du sol, et sont appelées racines coronaires. Chez certaines variétés, elles peuvent se développer sur un plus grand nombre de nœuds. La fonction principale de ces racines coronaires est de maintenir la plante verticale et de l'empêcher de verser dans des conditions normales. On pense maintenant que ces racines ont également un rôle dans l'absorption de l'eau et des éléments nutritifs (Feldman, 1994).

Les différents génotypes de maïs présentent de nettes différences dans leurs systèmes racinaires en terme de mode de développement, de masse, de nombre de ramifications par unité de longueur et envergure des racines latérales (Feldman, 1994). En raison des difficultés liées à l'étude du système racinaire (souterrain et invisible), la variabilité génétique du système racinaire du maïs n'a pas été bien étudiée ni exploitée. La variabilité de la longueur des racines des plantules a été étudiée dans des solutions nutritives (Magnavaca, Gardner et Clark, 1987) et dans des pots en serre (Urrea-Gómez, Ceballos et Leon, 1996), afin de créer

des germplasms tolérants aux sols acides. Quelques études récentes de lignées de maïs sous différents niveaux d'azote montrent des différences de réponses des systèmes racinaires aux différents niveaux d'azote (Smith, Miles et Van Beem, 1995).

Plusieurs chercheurs ont étudié l'anatomie des racines de maïs (Luxova, 1981; Feldman, 1994). Ces études revêtent une importance particulière pour le développement de génotypes de maïs résistants aux stress; ce point sera développé dans un autre chapitre. Par exemple, les génotypes qui ont ou peuvent développer des tissus aérenchymateux avec de l'air dans les espaces intercellulaires de leurs racines (semblables aux hydrophytes), peuvent être capables de mieux survivre sous un excès d'eau (Jackson, 1994). Aloni et Griffith (1991) ont étudié l'anatomie de la jonction racine-tige et ont trouvé des différences significatives dans la segmentation vasculaire de ces jonctions entre les différentes céréales et entre les cultivars d'une même espèce. Des études suggèrent que la sélection basée sur l'existence de zones de sécurité dans la jonction tige-racine pourrait être utile pour la sélection et pour l'adaptation des céréales, y compris le maïs, aux conditions sèches et aux basses températures.

SYSTÈME CAULINAIRE

Végétatif

Les plantules de maïs sont visibles à la surface du sol au stade trois feuilles, mais le point de croissance est encore sous le sol. La plante présente à ce stade un développement vigoureux à partir d'un point de croissance unique, le méristème apical. Toutes les parties aériennes du maïs, végétatives aussi bien que reproductives, proviennent du méristème apical. Les parties aériennes sont composées de quatre structures de base: les entre-nœuds, les feuilles, le prophyllum et le bourgeon ou méristème apical, qui sont collectivement appelés phytomère. Le nombre de phytomères produits durant la phase végétative est régulé à la fois par des facteurs génétiques et par l'environnement (Galinat, 1959, 1994; Poethig, 1994).

Lorsque la plante présente six feuilles déployées, le point de croissance et l'ébauche de la panicule se sont élevés bien au-dessus de la surface du sol. Les entre-nœuds commencent à s'allonger rapidement et la plante passe par une phase de rapide croissance et d'élongation. Sous les tropiques, la période de croissance n'est généralement pas limitée par le régime des températures. Aussi, les maïs tropicaux produisent-ils un grand nombre de feuilles et sont-ils généralement plus feuillus que les maïs tempérés. La variation du nombre total de feuilles dépend plus du moment de l'initiation de la panicule que de la variation de la vitesse de croissance des feuilles (Poethig, 1994). Le gène feuillu (Lfy) prolonge la croissance végétative de la plante, retarde l'initiation de la panicule et des épis et augmente le nombre de feuilles; son action varie selon les génomes (Shaver, 1983).

Il existe chez le maïs tropical une grande variation quant à la hauteur de plante, le nombre, la dimension et l'orientation des feuilles. La plante du maïs tropical est généralement très haute, feuillue et présente un développement végétatif très important (photo 1). La productivité dépend directement de la structure de la plante. Les maïs tropicaux ont un indice de récolte beaucoup plus faible que celui des maïs tempérés (voir chapitre «Physiologie du maïs tropical»). Généralement, le maïs cultivé sous les tropiques ne talle pas et n'a qu'une tige principale. Toutefois, certains maïs d'altitude du Mexique présentent un tallage très important. La plupart de leurs talles sont improductives: elles ont une panicule et un épi sans grain. Le tallage peut présenter un avantage dans le cas du maïs fourrage. Certaines variétés de maïs doux et de pop-corn produisent un nombre limité de talles dont certaines peuvent être productives.

Esau (1977) a décrit l'anatomie de la tige

de maïs et de la feuille. La tige présente trois principaux types de tissu: l'écorce (épiderme), les faisceaux vasculaires et la moelle. Les faisceaux vasculaires sont disposés en anneaux concentriques avec une densité supérieure de faisceaux et des anneaux plus rapprochés vers la périphérie, près de l'épiderme. La densité de faisceaux se réduit progressivement vers le centre de la tige. Une plus grande concentration de faisceaux vasculaires sous l'épiderme entraîne une raideur de la tige contre la verse. Hunter et Dalbey (1937) ont comparé l'anatomie de la tige d'un certain nombre de lignées testées pour leur résistance à la verse aux champs. Les lignées aux tiges fortes possédaient plus de couches de tissu sclérenchymateux, des parois épaisses sous l'épiderme des tiges et autour des faisceaux vasculaires. Il existe chez le maïs une variabilité génétique très importante concernant l'épaisseur de l'écorce; ce caractère peut être exploité pour la sélection de germplasms présentant une meilleure résistance à la verse de la tige.

On a particulièrement étudié l'anatomie de la feuille de maïs, surtout dans le but de comprendre la structure de la feuille en relation avec sa photosynthèse en C_4. Les caractéristiques des plantes en C_3 et C_4 montrent des différences anatomiques et structurelles (Caroline, Jacobs et Vesk, 1973; Laetsch, 1974). Les études de Esau (1977), Freeling et Lanc (1994) sont de bonnes sources d'information concernant l'anatomie de la feuille de maïs. Les plantes en C_4 présentent des variations dans leur anatomie, comme par exemple pour les chloroplastes et les faisceaux. Des études comparatives biochimiques de plantes en C_4 suggèrent que la variation dans la morphologie et la localisation des chloroplastes sont corrélées avec différentes activités enzymatiques (Gutierrez, Gracen et Edwards, 1974). La photosynthèse en C_4 ayant une grande importance pour les plantes tropicales, la variation des chloroplastes des maïs tropicaux mériterait d'être étudiée et exploitée pour augmenter la productivité de ces maïs.

Reproductif

Le maïs est une plante monoïque, c'est-à-dire que les fleurs mâles et femelles se trouvent sur des inflorescences distinctes. L'inflorescence femelle, l'épi, se développe à partir d'un bourgeon axillaire. L'inflorescence mâle, la panicule, se développe à partir du point de croissance apical au sommet de la plante. A l'origine, les deux inflorescences ont des ébauches de fleurs bisexuées. Plus tard, pendant le processus de développement, les ébauches des étamines de l'inflorescence axillaire avortent et se transforment en une inflorescence femelle. De la même façon, les ébauches du pistil de l'inflorescence apicale avortent et deviennent une inflorescence mâle. La détermination du sexe chez le maïs est un processus complexe faisant intervenir des interactions entre des effets génétiques (gènes de masculinisation et de féminisation), l'environnement, des gibbérellines et des hormones proches des stéroïdes (Dellaporta, and Calderon-Urrea, 1994).

Le point de croissance de la plante de maïs se situe déjà au-dessus de la surface du sol lorsque celle-ci possède six feuilles développées. Le développement de la panicule précède celui de l'épi. Après la formation de toutes les ébauches foliaires, le méristème apical s'allonge et se transforme en méristème mâle reproductif qui deviendra l'épi. Les entre-nœuds commencent une phase d'élongation poussant le point de croissance vers le haut. Si la plante est coupée longitudinalement à ce stade, les ébauches des pousses latérales apparaissent à l'aisselle de chaque feuille. La plupart d'entre elles ne se développeront pas et normalement, une ou deux pousses latérales de la partie supérieure de la plante se développeront en inflorescences femelles fonctionnelles, les épis. Le nombre de grains par rang de l'épi est déjà déterminé à ce stade précoce. Le nombre d'ovules fonctionnels, qui deviendront des grains, sera déterminé plus

tard, environ une semaine avant l'apparition des soies. L'épi le plus haut présente une dominance apicale et son développement surpasse celui des épis placés plus bas. Le sommet de l'épi apparaît alors à l'aisselle de la feuille qui le portera. Aussitôt après, le sommet de la panicule apparaît aussi au-dessus de la dernière feuille. A ce stade, le pédoncule de la panicule croît vigoureusement, poussant celle-ci hors du sommet de la plante. La panicule a une structure branchue constituée d'un axe central, assez fort chez le maïs tropical. Le nombre de ramifications latérales varie énormément, la panicule peut avoir jusqu'à 30 à 40 ramifications.

Le bourgeon axillaire formant l'épi est couvert par 12 à 14 feuilles modifiées appelées spathes. Le court prolongement portant l'épi est appelé pédoncule. Il est formé de courts entre-nœuds et de nœuds et varie en longueur selon les variétés. L'épi n'a normalement pas de ramifications latérales. Quelquefois il peut présenter une ramification à sa base qui est considérée comme un facteur négatif. L'axe épais de l'épi est la rafle, elle est l'équivalent de l'axe de la panicule. L'épi comporte de nombreux rangs d'ovules qui seront toujours en nombre pair. Cheng, Greyson, et Walden (1983) ont fourni une description détaillée du développement des inflorescences et des fleurs du maïs.

GRAINS DE POLLEN ET SOIES

Le grain de pollen a trois noyaux: une cellule végétative et deux gamètes mâles. Il contient aussi de nombreux grains d'amidon. Son épaisse paroi, assez dure, est composée de deux couches: l'exine et l'intine. En raison des différences de développement entre les fleurs du bas et celles du haut des épillets mâles, et de l'absence de synchronisation de leur floraison, l'émission de pollen de chaque panicule dure une semaine ou plus.

Les soies correspondent aux styles des ovaires mures sur l'épi. Suivant la longueur de l'épi et des spathes, les soies atteignent une longueur de 30 cm, parfois plus, pour dépasser le sommet des spathes. Les soies sont couvertes de nombreux poils enchevêtrés, capables de retenir les grains de pollen. Le développement des fleurs femelles et des ovules sur l'épi est acropète (de la base vers le sommet de l'épi) (Cheng et Pareddy, 1994). Toutefois, probablement en raison d'une pollinisation plus précoce, le développement du grain commence à environ cinq centimètres de la base de l'épi. La croissance des soies continue pendant plusieurs jours et les soies réceptives apparaissent sur une période de trois à cinq jours. Les soies restent réceptives et continuent à s'allonger pendant plusieurs jours après leur sortie des spathes jusqu'à leur pollinisation.

Les soies réceptives sont humides et collantes. Les grains de pollen germent immédiatement après s'être posés sur les soies. Le long tube pollinique met jusqu'à 24 heures pour atteindre la base de la soie et l'ovule pour la fécondation. Le processus de pollinisation et de fécondation chez le maïs tropical a lieu durant les heures chaudes de la journée. En raison des irrégularités climatiques de la saison des pluies sous les tropiques, la durée de la pollinisation est généralement plus longue qu'en culture irriguée. Les conditions climatiques chaudes et humides n'affectent ni la pollinisation ni la fécondation. Par contre, un temps chaud et sec endommage les soies qui se dessèchent rapidement, nuisant ainsi au développement du tube pollinique et à la fécondation.

Contrairement à ce l'on pense généralement, le maïs n'est pas une plante protandre (les anthères arrivant à maturité avant le pistil). Le pistil mûrit et les soies deviennent réceptives avant leur sortie des spathes. Les anthères des épillets de la partie centrale de l'axe de la panicule sortent des fleurs et commencent à émettre du pollen avant que les soies ne sortent des spathes. Dans des conditions optimales de croissance du maïs, l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies est de un ou deux jours. En cas de stress cet intervalle augmente. L'importance de cet intervalle anthèse-sortie

des soies pour la productivité du maïs et son utilisation sont décrits dans les chapitres «Stress abiotiques affectant le maïs» et «Sélection pour la résistance aux stress abiotiques».

FRUIT ET SEMENCE

Le grain, ou fruit du maïs, est un caryopse. La paroi de l'ovaire, ou péricarpe, est soudée à l'enveloppe de la semence ou testa; ils forment ensemble la paroi du fruit. Le fruit mûr est composé de trois parties: la paroi du fruit, l'embryon diploïde et l'endosperme triploïde. La couche la plus externe de l'endosperme, en contact avec la paroi du fruit, est la couche d'aleurone. La figure 3 montre les différentes parties d'un grain de maïs mûr comme l'ont décrit Esau (1977), Hanway et Ritchie (1987) et Ritchie et Hanway (1992). La structure de l'endosperme du maïs est très variable, elle est responsable de l'apparence du grain. La classification du maïs à partir de son endosperme se trouve dans le chapitre «Types de maïs».

BIBLIOGRAPHIE

Aloni, R. & Griffith, M. 1991. Functional xylem anatomy in the root-shoot junctions of six cereal species. *Planta,* 184: 123-129.

Caroline, R.C., Jacobs, S.W.L. & Vesk, M. 1973. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Bot. J. Linn. Soc.,* 66: 259-275.

Cheng, P.C., Greyson, R.I. & Walden, D.B. 1983. Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays. Am. J. Bot.,* 70: 450-462.

Cheng, P.C. & Pareddy, D.R. 1994. Morphology and development of the tassel and ear. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 37-47. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Dellaporta, S.L. & Calderón-Urrea, A. 1994. The sex determination process in maize. *Science,* 94: 1501.

Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants,* 2nd ed. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Feldman, L. 1994. The maize root. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 29-37. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Freeling, M. & Lane, B. 1994. The maize leaf. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 17-28. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Galinat, W.C. 1959. The phytomer in relation to floral homologies in the American Maydeae. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.,* 19: 1-32.

Galinat, W.C. 1994. The patterns of plant structures in maize. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 61-65. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Gutiérrez, M., Gracen, V.E. & Edwads, G.E. 1974. Biochemical and cytological relationships in C_4 plants. *Planta,* 119: 279-300.

Hanway, J.J. & Ritchie, S.W. 1987. Zea mays. *In* H. Halvey, ed. *Handbook of flowering,* vol. 4. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Hunter, J.W. & Dalbey, N.E. 1937. A histological study of stalk-breaking in maize. *Amer. J. Bot.,* 24: 492-494.

Jackson, M.B. 1994. Root-to-shoot communication in flooded plants: involvement of abscisic acid, ethylene, and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid. *Agron. J.,* 86(5): 775-782.

Laetsch, W.M. 1974. The C_4 syndrome: a structural analysis. *Ann. Rev. Plant Physiol.,* 25: 27-52.

Luxova, M. 1981. Growth region of primary root of maize (*Zea mays* L.). *In* R. Brouwer *et al.,* eds. *Structure and function of plant roots,* p. 9-14. The Hague, Netherlands, Martinus Nijhoff/Dr. W. Junk Publishers.

Copyrighted material

Magnavaca, R., Gardner, C.O. & Clark, R.B. 1987. Evaluation of inbred lines for aluminum tolerance in nutrient solution. *In* H.W. Gabelman & B.C. Longhman, eds. *Genetic aspects of plant-mineral nutrition*, p. 255-265. Dordrecht, Netherlands, Martinus Nijhoff Publ.

Mistrik, I. & Mistrikova, I. 1995. Uptake, transport and metabolism of phosphates by individual roots of *Zea mays* L. *Biologia* (Bratislava), 50: 419-426.

Onderdonk, J.J. & Ketcheson, J.W. 1972. A standardization of terminology for the morphological description of corn seedlings. *Can. J. Plant Sci.*, 52: 1003-1006.

Poethig, R.S. 1994. The maize shoot. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 11-17. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Ritchie, S.W. & Hanway, J.J. 1992. *How a corn plant develops*. Special report No. 48. Ames, IA, USA, Iowa State University.

Shaver, D.L. 1983. Genetics and breeding of maize with extra leaves above the ear. In *38th Proc. Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, p. 161-180.

Smith, M.E., Miles, C.A. & Van Beem, J. 1995. Genetic improvement of maize for nitrogen use efficiency. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 39-43. Mexico, DF, CIMMYT.

Stevens, S.J., Stevens, E.J., Lee, K.W., Flowerday, A.D. & Gardener, C.O. 1986. Organogenesis of the staminate and pistillate inflorescences of pop and dent corns: relationship to leaf stages. *Crop Sci.*, 26: 712-718.

Urrea-Gómez, R., Ceballos, H. & León, L. 1996. A greenhouse screening technique for acid soil tolerance in maize. *Agron. J.*, 88: 806-811.

Physiologie du maïs tropical

H.R. Lafitte

La physiologie des cultures en général et du maïs tropical en particulier a été décrite dans de nombreuses études détaillées (par exemple, Evans, 1993; Hay et Walker, 1989; Squire, 1990; pour le maïs: Fischer et Palmer, 1984: Pearson et Hall, 1984). Ce chapitre traite des aspects de la physiologie du maïs qui peuvent être manipulés pour l'amélioration de sa production et pour la sélection de variétés adaptées.

CAPTURE ET UTILISATION DU CARBONE

La production d'une culture dépend de l'interception des radiations solaires et de leur conversion en biomasse. La quantité de radiation incidente qui est interceptée par la plante est déterminée par la surface foliaire, l'orientation des feuilles et leur durée de vie. L'index de surface foliaire du maïs (ISF, surface foliaire par unité de surface du sol) a jusqu'à une valeur d'environ 4, une incidence positive sur l'interception des radiations; au-delà, la surface additionnelle a peu d'effet sur l'interception de la lumière. La densité de plantation est un facteur déterminant de l'ISF et de l'interception des radiations (photos 2 et 3). Les variétés précoces produisent moins de feuilles pour intercepter les radiations et nécessitent, comparativement aux variétés tardives, une densité de semis plus forte pour un rendement optimum.

La quantité totale de radiations interceptées pendant une saison dépend du temps nécessaire pour atteindre une interception maximum (ou ISF maximum, si la culture ne parvient pas à couvrir complètement le sol) et de la durée de vie des surfaces vertes des feuilles. Par exemple, la fraction du total de radiation interceptée pendant la saison était de 0,46 dans le cas d'un maïs tropical cultivé en sept lieux différents avec une faible fertilisation azotée, et de 0,60 avec une forte fertilisation azotée (Muchow, 1994). Les deux traitements azotés avaient été semés à 70 000 plantes/ha. Une culture avec un ISF maximum d'environ 2 intercepte seulement 37 pour cent des radiations reçues durant la saison, et une culture fortement azotée avec un ISF maximum d'environ 4,5 intercepte 58 pour cent des radiations. Après la floraison, le taux de sénescence affecte la capture de la lumière; la sénescence peut être accélérée par les maladies, le stress hydrique, une faible fertilité du sol et des facteurs génétiques.

Il existe une variabilité génétique importante, hautement héréditaire pour l'orientation des feuilles. L'impact de l'architecture du couvert végétal sur l'interception des radiations et son utilisation ont fait l'objet de nombreuses études. Des simulations indiquent que des feuilles supérieures érigées associées à des feuilles basses horizontales correspondent à une utilisation optimum des radiations du couvert végétal. Cet effet est plus grand en milieu tropical où l'angle solaire est plus important (Pearson et Hall, 1984), mais cet effet est aussi plus faible pour les plantes en C_4 comme le maïs que pour les plantes en C_3 (Hay et Walker, 1989). Chez le maïs, la contribution des spathes à l'assimilation d'éléments nutritifs par l'épi est plus importante que celle des autres feuilles (Edmeades, Fairey et Daynard, 1979). Les feuilles érigées au-dessus de l'épi permettent un meilleur

TABLEAU 2
Quelques facteurs environnementaux affectant l'efficacité de la conversion (EC) chez les maïs tropicaux de basse altitude

Facteur	Plage de croissance Linéaire de EC	Seuil pour plateau ou déclin	Bibliographie
Température	20°-40°C	40°-44°C	Fischer et Palmer, 1984; Hay et Walker, 1989
Irradiation	0 à la lumière solaire totale	Vu à des températures <15°C	Hay et Walker, 1989
Contenu spécifique en N de la feuille	0,5-1,5 g m^{-2}	>1,5 g m^{-2}	Muchow et Sinclair, 1994
Disponibilité en eau	Les niveaux critiques dépendent des conditions préexistantes. Certaines études montrent que le déclin commence -0,35 MPa.		Fischer et Palmer, 1984

éclairement des spathes, entraînant un bénéfice additionnel de l'architecture érigée des feuilles. L'éclairement des feuilles les plus basses, qui est aussi favorisé par les feuilles érigées de la partie haute de la plante, est important pour l'absorption continue d'éléments nutritifs durant le remplissage des grains.

Les deux facteurs espèces et environnement agissent sur l'efficacité d'utilisation des radiations solaires (efficacité de conversion, EC). Le maïs présente un processus de photosynthèse en C_4 qui permet une réponse continue à l'augmentation des radiations jusqu'au plein soleil et ce, à de faibles niveaux de photorespiration. Ces caractéristiques correspondent à une bonne adaptation aux fortes températures et aux fortes intensités d'éclairement rencontrées dans beaucoup de régions tropicales. D'autres facteurs ayant une grande influence sur l'EC sont l'eau et la disponibilité en éléments nutritifs (tableau 2). Les taux maximums de photosynthèse chez le maïs tropical se situent entre 30° et 40°C (Normae *et al.*, 1995). L'effet de la température sur l'EC est relativement faible dans une plage de 20° à 40°C. Toutefois, les températures en dehors de la plage d'adaptation du cultivar (au-dessous de 15°C et au-delà de 44°C pour les maïs tropicaux de basses altitudes) peuvent réduire l'efficacité de conversion.

Les radiations d'ondes courtes journalières varient d'environ 10MJ m^{-2} d^{-1} (radiation solaire incidente totale en mégajoules – dans une plage de longueur d'onde de 0,4 à 3 micromètres – par mètre carré par jour) en région nuageuse à 25 MJ m^{-2} d^{-1} en région semi-aride durant la saison sèche. Comme indiqué précédemment, en l'absence de stress, le maïs semé à assez forte densité peut intercepter environ 55 pour cent des radiations totales reçues pendant la saison. Muchow (1994) a montré que pour des maïs non stressés, les efficacités de conversion varient dans une plage de 1,2 à 1,6 g de biomasse au-dessus du sol par MJ de radiation solaire interceptée. Dans de bonnes conditions (environnements sans stress), le maïs tempéré peut avoir un taux de croissance supérieur à 500 kg/ha/j pendant des périodes de plusieurs semaines, entraînant une productivité élevée (Norman, Pearson et Searle, 1995). En régions tropicales, avec des températures plus élevées et des jours plus courts, les taux de croissance maximum rencontrés sont de 250 à 350 kg/ha/j (Fischer et Palmer, 1984; Angus *et al.*, 1983).

RÉPARTITION DES MATIÈRES ASSIMILEES

Le maïs, comme les autres plantes, tend à maintenir un équilibre fonctionnel entre la masse des racines et la masse des parties aériennes de la plante. Si un des éléments tirés du sol comme l'eau ou un des éléments nutritifs vient à manquer, plus d'éléments nutritifs migreront vers la racine et la croissance racinaire sera favorisée par rapport à la partie aérienne de la plante. Si les radiations limitent la croissance (ombre ou conditions nuageuses), plus d'éléments nutritifs seront consacrés à la croissance de la partie aérienne et le rapport racine/partie aérienne décroît.

Le rendement du maïs dépend de la quantité de biomasse qui est affecté au grain. Ceci se reflète dans l'indice de récolte (IR), qui est la masse de grain par rapport à la biomasse de la partie aérienne de la plante. L'IR d'un maïs cultivé dans des conditions favorables varie de 0,2 pour des variétés locales non améliorées à 0,3-0,4 pour des variétés améliorées et plus de 0,5 pour des variétés tempérées précoces (Fisher et Palmer, 1984). L'indice de récolte du matériel tempéré était déjà élevé dans les années 30 (environ 0,45), aussi les améliorations postérieures ont-elles plus résulté d'une augmentation de la biomasse que d'une amélioration de l'IR. Les possibilités d'augmenter et de stabiliser l'IR chez les maïs tropicaux sont encore importantes (Hay, 1995). Le principal facteur physiologique conduisant à des différences entre IR parmi les cultivars paraît être la compétition pour les éléments nutritifs entre les divers organes. L'indice de récolte est aussi très sensible aux facteurs environnementaux comme la température (pour des raisons inconnues) et aux conditions particulières qui peuvent réduire la quantité de matières assimilées par la plante qui sera transférée vers les organes reproducteurs (environ dix jours avant et après l'anthèse). A la floraison, l'effet de ces stress est catastrophique (disproportionné avec la réduction de disponibilité de l'élément), ils peuvent avoir pour conséquence une forte réduction du nombre de grains et même l'absence totale de grains sur certains épis. Les conséquences de stress à d'autres stades de développement, tendent à être plus directement proportionnelles à la réduction de l'efficacité de conversion et/ou de l'interception des radiations.

ÉLÉMENTS NUTRITIFS

Une culture de maïs qui produit quatre tonnes de grains nécessite environ 100 kg d'azote (N), 18 kg de phosphore (P) et 68 kg de potasse (K) (Sanchez, 1976). Le système racinaire est capable d'absorber des éléments nutritifs pendant tout le cycle de la plante, mais le taux d'absorption décroît pendant la fin du remplissage des grains, en raison de la sénescence des feuilles de la base de la plante. La réponse du maïs à la fertilisation azotée est généralement positive et linéaire jusqu'à un taux d'application relativement plus élevé que pour les autres cultures. Le système racinaire du maïs, relativement grossier, n'est pas très compétitif comparé à des espèces ayant des racines plus fines, comme c'est le cas pour certaines graminées fourragères.

La concentration en azote des feuilles est relativement faible (un à quatre pour cent; Pearson et Hall, 1984) comparée à des céréales en C_3 comme le blé. L'efficacité de l'utilisation de N dans la photosynthèse est plus grande chez le maïs, aussi sa concentration dans les feuilles comparativement plus faible, ne limite-t-elle pas sa productivité par rapport aux autres cultures (Sinclair et Horie, 1989). A des niveaux trop élevés de fertilisation azotée, l'efficacité de conversion est fortement diminuée. Une culture, avec une fertilisation azotée élevée, qui produisait 32 pour cent de plus qu'un témoin avait une EC de 0,7 g/MJ (grammes de matière sèche produits par mégajoule de radiation interceptée active pour la photosynthèse), comparée à 1,3 g/MJ pour le témoin (Muchow, 1994). La sensibilité

de l'EC à des disponibilités en azote faible est plus forte que la sensibilité de développement de la surface foliaire (photo 4) (Muchow et Sinclair, 1994).

La quantité d'azote qui migre des tissus végétatifs vers l'épi durant le remplissage des grains peut varier dans de grandes proportions. On considère que 20 à 60 pour cent de l'azote total des grains provient de l'absorption réalisée avant l'anthèse. L'azote stocké dans les tiges est le premier à être transféré vers l'épi. La quantité d'azote mobilisée dépend à la fois des variétés, de la quantité et du moment d'application de l'azote. Les indices d'azote récolté (kg de N dans le grain / kg de N dans la plante entière, sans les racines) sont plus élevés que les indices de matière sèche récoltée et peuvent être de l'ordre de 0,6 à 0,8 chez les maïs tardifs tropicaux cultivés dans de bonnes conditions. Le modèle de distribution du phosphore dans la plante est semblable à celui de l'azote, excepté qu'une plus grande proportion des besoins en P se manifeste après la floraison. La majorité du potassium nécessaire à la culture est absorbé avant la floraison et la plupart du potassium reste dans les pailles après la récolte. Il ne semble pas qu'il y ait de différences significatives dans la nutrition minérale des maïs tempérés et tropicaux, ainsi les scientifiques travaillant en milieu tropical peuvent-ils bénéficier des résultats considérables obtenus pour les maïs tempérés.

EAU

Seuls quelques trois pour cent des radiations incidentes arrivant sur la culture sont utilisés pour la photosynthèse. Une partie de l'énergie restante chauffe le feuillage et cette chaleur est dissipée par la transpiration (évaporation d'eau par les feuilles). Un millimètre d'eau est évaporé par 2,4 MJ de radiation solaire. Un maïs bien arrosé transpire environ 350 g d'eau par gramme de matière sèche produite au-dessus du sol. (Hay et Walker, 1989), auxquels il faut ajouter l'eau évaporée par le sol. Le grain n'est qu'une fraction de la matière sèche produite, ce qui signifie qu'une culture bien arrosée utilise de 800 à 1 000 g d'eau par gramme de grain produit.

Comme le dioxyde de carbone pénètre dans les feuilles à travers la même ouverture (les stomates) que l'eau quittant les feuilles, il existe une bonne relation entre la quantité d'eau transpirée et la matière sèche produite par la culture. Des facteurs environnementaux ont une action sur le degré d'ouverture des stomates, permettant ainsi une diminution de la quantité d'eau perdue par la culture. En fonction des radiations, de la température et de l'humidité relative, une culture de maïs transpirant librement, transpire environ 80 à 90 pour cent de l'évaporation potentielle. Dans ces conditions, la température de la feuille est généralement légèrement inférieure à celle de l'air et la quantité d'eau utilisée par la transpiration par unité de surface de feuille est déterminée par la balance énergétique de la surface de la culture. Quand la transpiration est réduite par la fermeture des stomates, la culture se déconnecte de l'environnement (Jones, 1993); la température des feuilles augmente alors, ce qui peut avoir des effets nocifs sur le métabolisme de la culture. De plus, une fermeture prolongée des stomates réduit la quantité de CO_2 disponible pour la photosynthèse, diminuant ainsi l'efficacité de conversion. Les facteurs environnementaux affectant la fermeture des stomates sont l'humidité du sol et la demande de transpiration.

ORTEMENT À LA FLORAISON

La température est le premier facteur qui agit sur le développement du maïs. Les cultivars sont classés en précoces et tardifs selon les sommes de température nécessaires à

l'accomplissement de certaines étapes de leur développement. Les besoins en température sont mesurés en sommes de température cumulées au-dessus d'un minimum et au-dessous d'un optimum nécessaires pour le développement. Ces sommes de température sont des sommes de degrés-jours. La floraison est souvent utilisée comme l'événement du développement qui caractérise les cultivars pour leur précocité.

Les cultivars des régions tropicales d'altitudes paraissent avoir des besoins en températures pour le développement minimum et/ou optimum, plus bas que les cultivars adaptés aux basses terres tropicales. Le rendement dépend grandement de la quantité de radiation accumulée par la culture par unité de température/temps. Une culture de maïs tropical a généralement un rendement plus bas qu'un maïs tempéré parce que les températures sous les tropiques sont plus élevées et qu'il accomplit son cycle en un temps plus court. De la même façon, les cultivars précoces ont des rendements généralement moins élevés que les tardifs. Quand le rendement est exprimé sur une base journalière, les rendements des cultivars précoces sont équivalents ou quelquefois supérieurs à ceux des cultivars tardifs et leur indice de récolte est souvent supérieur. Les effets de la température sur le rendement d'une culture seront discutés plus loin dans le chapitre «Sélection pour la résistance aux stress abiotiques».

La photopériode peut aussi affecter le temps nécessaire à la floraison du maïs. Le maïs est classé comme une plante de jours courts. Après une période juvénile insensible au photopériodisme, la floraison est retardée par des photopériodes supérieures à 12,5 heures (Kiniry, Ritchie et Musser, 1983). Il existe une variabilité génétique pour la longueur de la photopériode critique au-dessous de laquelle la floraison n'est pas affectée. La plupart des cultivars tropicaux sont photosensibles, mais le degré de sensibilité varie énormément (de 1 à 12 jours de retard de l'anthèse par heure d'allongement de la durée du jour). Les cultivars tempérés ont tendance à être à la fois plus précoces et moins sensibles à la photopériode, ce qui leur permet de compléter leur cycle dans un laps de temps relativement court sous les conditions de jours longs qui caractérisent les étés tempérés.

Le maïs est une céréale unique du fait de la séparation de ses fleurs dans l'espace, les mâles sur la panicule terminale et les épis femelles latéraux. La panicule accomplit la majorité de son développement avant la période de rapide développement des épis. Il semble que l'épi, en tant qu'organe formé en dernier, soit comparativement moins compétitif dans l'utilisation des éléments nutritifs. Une influence hormonale associée à la dominance apicale peut favoriser la croissance de la panicule et des feuilles supérieures, au détriment des pousses latérales surtout lorsque la densité des plantes est élevée. La sélection de panicules de tailles réduites chez le maïs tropical a été associée à une augmentation du nombre de grains par plante et du rendement (Fischer, Edmeades et Johnson, 1987). Ceci appuie l'hypothèse selon laquelle la panicule et l'épi sont en compétition pour les éléments nutritifs durant la phase critique de formation du rendement.

Beaucoup d'études ont montré que la disponibilité en éléments nutritifs aux alentours de la floraison est un facteur critique pour la formation du rendement en grain. Ceci est difficile à comprendre, car la capacité photosynthétique instantanée du maïs est souvent à son maximum vers la floraison, et les hydrates de carbone s'accumulent alors dans les autres tissus (Goldsworthy, 1984). Ce phénomène peut être dû au fait que les hormones produites à cette période par les premières fleurs affectent la croissance des suivantes. Les fleurs ayant un avantage initial, maintiennent cet avantage durant les premières étapes de la croissance du grain,

entraînant ainsi un certain taux d'avortement des fleurs qui se forment plus tardivement. Le maïs serait plus sensible que les autres cultures à cet effet, peut-être parce que les fleurs du sommet sont fécondées en dernier et que la séparation des inflorescences peut réduire leur chance d'être fécondées. Même quand la pollinisation est réussie, une mauvaise alimentation en éléments nutritifs peut entraîner l'avortement des fleurs fertilisées ou de l'épi entier (Westgate, 1994).

Durant la période suivant immédiatement la fécondation, l'épi est peu compétitif pour l'absorption des éléments nutritifs. Le flux de C et N vers les grains en cours de développement apparaît être un facteur plus important pour une bonne formation du grain, que les concentrations des tissus en hydrate de carbone soluble ou en azote. La quantité de radiation interceptée par la culture dans les dix jours qui suivent l'anthèse présente une relation linéaire avec le nombre de grains par plante, mais la pente de cette fonction varie suivant les cultivars (Kiniry et Knievel, 1995). Ceci est vraisemblablement dû aux effets de disponibilité de radiation pour la photosynthèse. Des résultats montrent la nécessité pour les ovules d'atteindre une certaine masse critique avant que ne commence la formation d'amidon, afin éviter l'avortement des fleurs. Le nombre potentiel de grains chez le maïs étant généralement beaucoup plus élevé que le nombre de grains final, un taux important de réussite et un rendement final plus élevé peuvent être atteints en réduisant le nombre potentiel de grains et ainsi le nombre de fleurs concurrentes (voir chapitre «Sélection pour la résistance aux stress abiotiques»).

Ces relations peuvent être la cause physiologique d'une réponse anormale du rendement du maïs à la densité. Pour la plupart des céréales, le rendement augmente avec la densité (en raison d'une meilleure interception des radiations) jusqu'à un certain niveau, ensuite un plateau est atteint où une augmentation de la densité a peu d'effet sur le rendement. Il existe chez le maïs un optimum relativement étroit pour le rendement en grains, même si la production de biomasse présente une réponse avec un plateau comme chez les autres céréales (Fisher et Palmer, 1984). La chute du rendement au-delà de la densité optimum est due à l'augmentation de la stérilité (moins d'un épi par plante); ainsi, pour un environnement donné, il existe un indice de surface foliaire optimum pour le rendement en grains. On constate chez le maïs des différences importantes entre les cultivars pour la tolérance aux fortes densités, et les récents hybrides tempérés se caractérisent par leur capacité à produire des épis à très haute densité (Tollenaar, McCullough et Dwyer, 1993). Les différences de tolérance à la densité sont liées à la hauteur des plantes, à leur précocité ainsi qu'à la tolérance générale au stress.

La variation génétique pour la résistance à la stérilité à forte densité peut être liée à la tendance à la prolificité (formation de plus d'un épi par plante) à basse densité. Les bourgeons des épis sont initiés à tous les nœuds, mais dans la plupart des cultivars seul le plus haut ou les deux plus hauts développeront des épis. Les variétés à deux épis n'ont généralement pas un rendement supérieur à celles à un seul épi. Les producteurs ont traditionnellement favorisé les types à un épi pour leur facilité de récolte. Toutefois, dans quelques environnements sous stress, une tendance génétique à la prolificité a entraîné une augmentation de rendement (très haute densité: Tollenaar, McCullough et Dwyer, 1993; faible N: Moll, Kamprath et Jackson 1987). Les facteurs environnementaux sont très importants dans l'expression de la prolificité.

REMPLISSAGE DU GRAIN

Une fois le nombre de grains établis, le rendement final dépend de la quantité

d'éléments nutritifs stockés ou en cours de production. Il n'existe pas chez le maïs de connexion vasculaire directe entre le grain et la rafle. Les hydrates de carbone et les matières assimilables s'accumulent dans l'espace libre sous les grains en cours de développement et migrent dans les grains en suivant un gradient de diffusion. Une conséquence importante de ceci est que des déséquilibres dans la fourniture des différents constituants du grain peuvent limiter son développement. Par exemple, dans le cas de faible disponibilité en azote, la croissance du grain dépend d'une stricte stœchiométrie entre C et N (Below, 1997). Si les hydrates de carbone solubles s'accumulent en excès dans le grain, la pression osmotique au niveau du pédicelle peut devenir trop élevée et empêcher toute nouvelle entrée de C, jusqu'à ce que les autres éléments deviennent disponibles pour la conversion d'hydrate de carbone soluble en constituants des grains, diminuant ainsi la pression osmotique (Porter, Knieval et Shannon, 1987).

Bolaños, 1995, a montré que chez des maïs tropicaux de maturité semblable, la durée relative de la période de remplissage des grains est plus longue chez les hybrides que chez les variétés en pollinisation libre; dans cette étude le rendement était lié à la durée de remplissage du grain.

DESSICCATION DU GRAIN

Sous les tropiques, le maïs est généralement récolté vers 20 pour cent d'humidité, c'est-à-dire à une humidité beaucoup plus basse que celle où la maturité physiologique est généralement atteinte (30 à 35 pour cent). Dans les régions tempérées, la vitesse de dessiccation est un facteur critique pour le choix d'une variété car la récolte doit être achevée avant l'hiver. Les variétés tempérées sont caractérisées par des spathes fines et ouvertes à maturité pour accélérer la dessiccation. Sous les tropiques, l'état sanitaire et la protection du grain sont généralement plus importants que la vitesse de dessiccation et les maïs tropicaux sont caractérisés par des spathes épaisses et serrées avec une bonne couverture du sommet de l'épi. Les spathes ouvertes favorisent l'entrée des insectes et des maladies, ce qui peut être particulièrement dommageable quand les grains sont stockés à la ferme, dans des lieux où le contrôle de la température et de l'humidité est réduit. L'implication physiologique de ces différences est que, chez les maïs tropicaux, les spathes représentent une partie importante de la matière sèche produite. Les éléments nutritifs s'accumulent dans les spathes comme ils s'accumulent dans l'épi et la panicule; elles entrent donc en concurrence directe avec ceux-ci. Les spathes servent aussi à stocker des hydrates de carbone solubles qui peuvent être utilisés pour le remplissage du grain. L'impact relatif de ces deux rôles des spathes sur le rendement en grains n'est pas très clair.

BIBLIOGRAPHIE

Angus, J.F., Hasegawa, S., Hsaio, T.C., Liboon, S.P. & Zandstra, H.C. 1983. The water balance of post-monsoonal dryland crops. *J. Agric. Sci. Camb.*, 10: 699-710.

Below, F.E. 1997. Growth and productivity of maize under nitrogen stress. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Bolaños, J. 1995. Physiological bases for yield differences in selected maize cultivars from Central America. *Field Crops Res.*, 42: 69-80.

Edmeades, G.O., Fairey, N.A. & Daynard, T.B. 1979. Influence of plant density on the distribution of ^{14}C-labelled assimilate in maize at flowering. *Can. J. Plant Sci.*, 59: 577-584.

Evans, L.T. 1993. *Crop evolution, adaptation, and yield.* Cambridge, UK, Cambridge University Press.

Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Johnson, E.C. 1987. Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf area density above the ear in tropical maize populations. *Crop Sci.*, 27: 227-243.

Fischer, K.S. & Palmer, A.F.E. 1984. Tropical maize. *In* P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher, eds. *The physiology of tropical field crops*, p. 213-248. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Goldsworthy, P.R. 1984. Crop growth and development: the reproductive phase. *In* P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher, eds. *The physiology of tropical field crops*, p. 163-212. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Hay, R.K.M. 1995. Harvest index: a review of its use in plant breeding and crop physiology. *Ann. Appl. Biol.*, 126: 197-216.

Hay, R.K.M. & Walker, A.J. 1989. *An introduction to the physiology of crop yield.* Essex, UK, Longman Scientific and Technical.

Jones, H.G. 1993. Drought tolerance and water-use efficiency. *In* J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds. *Water deficits - plant responses from cell to community*, p. 193-203. Oxford, UK, BIOS Scientific Publishers.

Kiniry, J.R. & Knievel, D.P. 1995. Response of maize seed number to solar radiation intercepted soon after anthesis. *Agron. J.*, 87: 228-234.

Kiniry, J.R., Ritchie, J.T. & Musser, R.L. 1983. Dynamic nature of the photoperiod response in maize. *Agron J.*, 75: 700-703.

Moll, R.H., Kamprath, E.J. & Jackson, W.A. 1987. Development of nitrogen-efficient prolific hybrids of maize. *Crop Sci.*, 27: 181-186.

Muchow, R.C. 1994. Effect of nitrogen on yield determination in irrigated maize in tropical and subtropical environments. *Field Crops Res.*, 38: 1-13.

Muchow, R.C. & Sinclair, T.R. 1994. Nitrogen response of photosynthesis and canopy radiation use efficiency in field-grown maize and sorghum. *Crop Sci.*, 34: 721-727.

Norman, M.J.T., Pearson, C.J. & Searle, P.G.E. 1995. *The ecology of tropical food crops.* New York, NY, USA, Cambridge University Press. 430 pp.

Pearson, C.J. & Hall, A.J. 1984. Maize and pearl millet. *In* C.J. Pearson, ed. *Control of crop productivity*, p. 141-158. New York, NY, USA, Academic Press.

Porter, G.A., Knievel, D.P. & Shannon, J.C. 1987. Assimilate unloading from maize (*Zea mays* L.) pedicel tissues. I. Evidence for regulation of unloading by cell turgor. *Plant Physiol.*, 83: 131-136.

Sánchez, P.A. 1976. *Properties and management of soils in the tropics.* New York, NY, USA, J. Wiley & Sons. 618 pp.

Sinclair, T.R. & Horie, T. 1989. Leaf nitrogen, photosynthesis, and crop radiation use efficiency: a review. *Crop Sci.*, 29: 90-98.

Squire, G.R. 1990. *The physiology of tropical crop production.* Oxon, UK, CAB International. 236 pp.

Tollenaar, M., McCullough, D.E. & Dwyer, L.M. 1993. Physiological basis of the genetic improvement of corn. *In* G.A. Slafer, ed. *Genetic improvement of field crops*, p. 183-236. New York, NY, USA, M. Dekker.

Westgate, M.E. 1994. Water status and development of the maize endosperm and embryo during drought. *Crop Sci.*, 34:76-83.

Cytogénétique du maïs tropical

R.L. Paliwal

Le maïs a été une des plantes les plus étudiées sur le plan de la cytogénétique. Ce chapitre traite des aspects de cytologie et de génétique les plus importants pour l'amélioration du maïs. Pour plus de détails, les lecteurs sont invités à se reporter à de nombreux auteurs et publications citées dans la bibliographie à la fin de ce chapitre.

Le maïs est l'une des rares plantes vivrières à être diploïde, son nombre haploïde de chromosomes est de dix. D'autres espèces annuelles de *Zea* sont aussi diploïdes avec 2n=20. Une espèce pérenne, *Zea diploperennis*, est, comme son nom l'indique, aussi diploïde. Le *Zea perennis*, espèce pérenne, est tétraploïde avec 2n=40. L'autre parent sauvage, *Tripsacum*, a pour nombre chromosomique de base 18. *Tripsacum dactyloides* est diploïde avec 2n=36. Chez les Maydés orientales, le genre *Coix* a le plus faible nombre de chromosomes (n=5). *Tripsacum* et *Coix* sont toutes deux des espèces ayant un niveau de ploïdie élevé et un nombre différent de chromosomes.

CYTOLOGIE

Nombre de chromosomes de base chez *Zea mays*

De nombreux scientifiques ont considéré le maïs comme un vrai diploïde avec un nombre de chromosomes de base égal à dix; toutefois, la théorie selon laquelle le maïs est un amphidiploïde entre deux genres, chacun avec n=5, gagne actuellement du terrain. Ce sujet fait encore l'objet de discussions. Burnham (1962) indique qu'il existe beaucoup de gènes à locus dupliqués. Majumdar, et Sarkar (1974) et Ting (1985) ont observé quelques associations de chromosomes chez le maïs haploïde. Ils conclurent que cette homologie dans les chromosomes démontrait que le maïs n'était pas un vrai diploïde et qu'il existait quelques duplications dans son génome. Bennett (1983) et Wendel *et al.* (1986) ont aussi observé la présence de segments dupliqués chez le maïs suggérant qu'il n'était pas un vrai diploïde mais plutôt un tétraploïde ou un amphidiploïde. Sachan *et al.* (1994) signalent des associations de chromosomes secondaires chez le maïs, le téosinte et leurs hybrides, et ils optent pour la nature amphidiploïde du maïs. D'autre part, Weber (1986), à partir de ses études monosomiques, confirme la théorie du maïs comme vrai diploïde. Certaines études moléculaires récentes de Norwich corroborent fortement l'idée du caractère tétraploïde du maïs (Moore *et al.*, 1995).

Les chromosomes du maïs

Rhoades (1950, 1955) décrit précisément la méiose du maïs. Il analyse en détail les chromosomes au stade pachytène et expliquent comment ils se distinguent les uns des autres. Chen (1969) décrit les chromosomes somatiques et leur identification à la mitose. Neuffer, Jones et Zuber (1968) publient des cartes cytologiques et des cartes de linkages détaillées des gènes des chromosomes du maïs. Carlson (1988) donne une description détaillée de la cytologie du maïs et montre qu'il existe une très grande uniformité dans les caractéristiques de base des chromosomes du maïs. Cependant les caryotypes de maïs montrent un polymorphisme très grand pour certaines caractéristiques importantes. Bon

TABLEAU 3
Nombre de chromosomes chez les diverses espèces de la tribu des Maydés

Nombre de chromosomes (2n)	Nom des espèces
10	*Coix aquatica, C. poilanei*
20	*Zea mays; Z. diploperennis; Z. luxurians; Z. mexica, Z. parviglumis; Coix lacryma-jobi; C. gigantia; Chionachme koenigii; Ch. semiteres; Sclerachne punctata; Polytoca macrophylla; Trilobachne cookei*
32	*Coix spp*
36	*Tripsacum australe; T. bravum; T. dactyloides; T. floridanum; T. latifolum; T. laxum; T. pilosum; T. maizar; T. manisuroides; T. zopilotense*
40	*Zea perennis; Coix gigantia*
54	*Tripsacum bravum; T. dactyloides; T. intermedium; T.latifolium; T. maizar; T. pilosum; T. zopilotense*
64	*Tripsacum andersonii*
72	*Tripsacum bravum; T. dactyloides; T. intermedium; T. lanceolatum; T. latifolium, T. maizar; T pilosum*
90 ou +	*T. dactyloides; T. intermedium; T.pilosum*

Source: Berthaud *et al.*, 1995; de Wet et Harlan, 1978, Galinat, 1988, Kato-Y, 1976; Sachan et Sarkar, 1985

nombre d'informations ont été publiées sur les caryotypes du maïs: identification des chromosomes (Chen, 1969); utilisation de l'hétérochromatine et des nœuds chromosomiques dans l'identification des races de maïs (McClintock 1978; McClintock, Kato-Y et Blumenschein, 1981); chromosomes B (Carlson, 1978; Carlson et Chou, 1981); translocations B-A (Beckett, 1978; Birchler et Hart, 1987); haploïdie (Chase, 1952, 1969; Coe, 1959; Sarkar, 1974); polyploïdie et aneuploïdie (Randolph, 1932; Rhoades et Dempsey, 1966); et aberrations chromosomiques (Burnham, 1962). Dempsey (1994) décrit à nouveau la méthode traditionnelle d'écrasement avec l'acétocarmine pour la préparation de l'analyse et de l'étude des chromosomes du maïs au stade pachytène. Les nouvelles techniques de bandes C se sont révélées utiles dans l'identification des chromosomes somatiques et la caractérisation du maïs (Jewell et Islam-Faridi, 1994).

Nœuds chromosomiques

Longley (1939) observe 23 nœuds formant des positions sur les chromosomes du maïs. On trouve des nœuds hétérochromatiques chez le maïs et chez le téosinte (Longley et Kato-Y, 1965; Kato-Y 1976, 1984;Kato-Y et Lopez, 1990). Les chromosomes du téosinte mexicain portent un grand nombre de nœuds terminaux et intercalaires. Les nœuds du téosinte guatémaltèque sont surtout terminaux. En général, les maïs ont moins de nœuds. Jotshi et Patel (1983) ont signalé qu'il peut y avoir jusqu'à 36 positions de nœuds chez les

chromosomes du maïs. Une étude des modèles de nœuds peut être un outil utile pour la classification géographique des races de maïs et la classification de leur diversité (McClintock, Kato-Y et Blumenschein, 1981; Kato-Y, 1984). On a proposé, sans résultats concluants, l'utilisation des modèles de nœuds comme indicateur de la variabilité génétique pour l'expression et l'utilisation de l'hétérosis.

Chromosome B et translocations B-A

Certaines races de maïs possèdent un ou plusieurs chromosomes surnuméraires par rapport au nombre de base de 10. Ces chromosomes surnuméraires sont de tailles plus petites, et surtout composés d'hétérochromatine, que l'on appelle chromosomes B ou chromosomes accessoires. Ils ne sont pas considérés comme indispensables à la croissance et au développement normaux de la plante et ne semblent pas porter de gènes essentiels. Stark, Connerton et Forster (1996) ont rapporté des résultats d'analyses moléculaires du chromosome B du maïs montrant que leurs compositions générales étaient semblables à celles des chromosomes normaux (ou chromosomes A). Ces études proposent une origine interne du chromosome B à partir du génome du maïs. Les «gènes B» ont un effet cytologique significatif sur les chromosomes B durant la méiose et les crossing-over (Carlson, 1978, 1986, 1988). Les aberrations chromosomiques causées par le traitement aux rayons X peuvent entraîner des translocations, des échanges de segments entre les chromosomes B et les chromosomes normaux A. Ces échanges sont appelés translocations B-A et ont des caractéristiques uniques, en particulier la capacité de ne pas se séparer à la seconde mitose du pollen.

Les translocations B-A sont présentes dans un grand nombre de combinaisons chromosomiques. Beckett (1978) a décrit 71 translocations B-A. Il a aussi démontré leur importance pour la localisation des gènes sur les bras des chromosomes normaux, pour la préparation de cartes de linkages et pour d'autres applications utiles à la sélection du maïs (Beckett, 1978, 1991, 1994). Birchler et Hart (1987) ont signalé l'importance des translocations B-A pour la production de différentes quantités de segments de chromosomes spécifiques et l'effet résultant du dosage des gènes sur l'endosperme du maïs. Pour sa part, Carlson (1994) a décrit le système de nomenclature des translocations B-A, leur maintenance et leur utilisation.

Développement et utilisation de l'haploïdie

Les tentatives d'utilisation de l'haploïdie du maïs pour accélérer l'obtention de lignées pures ont commencé depuis un certain temps. Chase (1952) a été un pionnier dans ce domaine. Le gène *Coe's stock 6* (Coe, 1959) et le gène mutant *ig* (gamétophyte indéterminé, Kermicle, 1969) ont été utilisés pour l'accroissement de la fréquence des haploïdes. Les nouvelles techniques d'augmentation de la fréquence de récupération de l'haploïdie ont relancé l'intérêt de son utilisation. Parmi les nombreuses voies de travail qui sont suivies, la première est l'utilisation de la culture d'anthères ou de pollen. Les scientifiques chinois et européens ont identifié et créé quelques génotypes qui répondent mieux à ces cultures. Genovesi (1990) et Petolino et Genovesi (1994) ont décrit les germplasms appropriés, les milieux de culture et les techniques permettant de réussir l'androgenèse. Beaumont, Rocheford et Widholm (1995) ont identifié six régions de chromosomes qui sont associées à la production de structures semblables aux embryons à partir de microspores durant l'androgenèse (culture d'anthères du maïs). La deuxième voie de travail est l'utilisation de marqueurs génétiques et d'inducteurs de lignées (Sarkar, Sachan et Roy, 1991; Sarkar *et al.*, 1994; Shatskaya *et al.*, 1994). La

fréquence de l'haploïdie maternelle est portée à cinq pour cent en utilisant des inducteurs de lignées comme parent mâle. Kindiger et Harmann (1993) ont décrit une modification de l'utilisation du gène mutant *ig* qui, utilisé avec des germplasms appropriés, permet d'augmenter à huit pour cent la fréquence des haploïdes obtenus. Les haploïdes androgénétiques produits avec ce système présentent l'avantage de faciliter le transfert de la stérilité mâle cytoplasmique aux lignées de maïs ainsi que l'hybridation entre maïs, téosinte et *Tripsacum*.

L'utilisation d'une hybridation entre parents génétiquement éloignés, suivie d'une élimination complète des chromosomes d'un des parents, est une autre possibilité pour la production des haploïdes. Elle n'a pas encore été utilisée chez le maïs bien que l'hybridation blé x maïs soit couramment utilisée pour la production d'haploïdes de blé (O'Donoughue er Bennett, 1994; Riera-Lizarazu, Mujeeb-Kazi et William, 1992). Téosinte et *Tripsacum* ont été utilisés pour produire des haploïdes de blé (Mujeeb-Kazi et Riera-Lizarazu 1996). Riera-Lizarazu, Rines et Philips (1996) ont réalisé des croisements avoine x maïs. Ils ont ainsi obtenu des avoines haploïdes après élimination des chromosomes de maïs. Toutefois 31 pour cent des descendances étaient des hybrides partiels stables avec un à quatre chromosomes de maïs plus le jeu haploïde de 21 chromosomes d'avoine. Le maïs a été utilisé comme parent mâle avec succès dans un grand nombre d'hybridations.

Beaucoup d'études ont été menées sur la production et l'utilisation d'autres euploïdes-triploïdes (3n), de tétraploïdes (4n), d'aneuploïdes monosomiques (2n-1) et de trisomiques (2n+1). Carlson (1988) a décrit en détail ces travaux. Les monosomiques du maïs présentent un intérêt particulier. Il est facile de produire chez le maïs des fréquences élevées de monosomiques grâce à un système appelé r-X1 (Weber, 1986, 1991, 1994). Un jeu complet de monosomiques a été produit pour chacun des dix chromosomes. Ils ont été utilisés pour localiser les gènes sur les chromosomes, modifier le nombre de copies de locus connus, explorer le génome pour les effets de dosage des gènes et les analyses du comportement des chromosomes univalents (Weber, 1994). De la même façon, on a produit un jeu complet de trisomiques pour chacun des dix chromosomes du maïs; Birchler (1994) en a publié une brève description, incluant leur utilisation chez le maïs.

GÉNÉTIQUE

Le maïs est une des plantes les plus étudiées; aussi existe-t-il bon nombre d'informations sur sa génétique. Ces informations sont mises à jour annuellement dans le *Maize genetics cooperative newsletter*. Le chapitre sur la génétique du maïs écrit par Coe, Neuffer et Hoisington (1988) est une des études les plus complètes sur ce sujet. Elle fournit, entre autre, une carte détaillée des linkages des chromosomes du maïs et une liste de ses stocks génétiques. Seuls quelques aspects de la génétique du maïs ayant un intérêt direct avec l'amélioration de cette plante seront traités ici.

Transposons chez le maïs

En 1950, Barbara McClintock est la première à avoir fait état de ces entités génétiques qui se déplacent d'un endroit à l'autre du génome et entraînent des mutations chez le maïs. Son travail a démontré que des gènes particuliers de dissociation (Ds), sous l'influence d'un gène activateur (Ac), pouvaient se déplacer vers le site d'un gène de couleur et altérer la formation de la couleur du grain (rayures de couleurs panachées du grain de maïs). En 1983, Barbara McClintock a reçu le prix Nobel pour ce travail pionnier sur les transposons. Beaucoup d'études ont été réalisées sur les transposons chez le maïs (McClintock, 1956,1965, 1968; Doring et Starlinger, 1986; Fedoroff, 1988 et Peterson, 1987, 1988).

Les transposons peuvent aussi être utilisés comme marqueurs moléculaires pour l'isolement d'un gène déterminé chez lequel ils induisent une mutation. Avec les progrès de la génétique moléculaire, les transposons devraient jouer un rôle croissant dans l'exploration de la structure du gène, sa fonction et sa régulation (Shepherd *et al.*, 1988; Dellaporta et Moreno, 1994; Lisch, Chomet et Freeling, 1995). Chaque chromosome du maïs a été étiqueté avec un élément qui augmente la fréquence des gènes étroitement liés aux transposons (Chang et Peterson, 1994).

Génétique moléculaire

Les spécialistes du maïs ont utilisé des marqueurs de types variés, y compris génétiques, comme outil direct pour la sélection de caractères recherchés. A l'heure actuelle, on utilise un grand nombre de marqueurs moléculaires puissants, tels que les polymorphismes de la longueur des fragments de restriction (RFLP), et les microsatellites et polymorphismes de la longueur du fragment amplifié (AFLP), pour identifier les segments de génome du maïs portant des locus de caractères quantitatifs (QTL) responsables de caractères agronomiques importants (Paterson *et al.*, 1988). Helentjaris (1987) a publié une carte génétique des linkages des gènes du maïs basée sur les études de marqueurs moléculaires RFLP de plusieurs chercheurs. La fréquence des polymorphismes des sites de restriction est assez élevée chez le maïs, aussi cette espèce est-elle particulièrement propice à l'identification et l'exploitation des marqueurs moléculaires. Ragot et Hoisington (1993) ont décrit et comparé trois systèmes de marqueurs moléculaires: la chemiluminescence ou c-RFLP, la r-RFLP basée sur la radioactivité et les polymorphismes du DNA amplifiés au hasard ou RAPD. On a montré que d'une façon générale, le système RAPDs était moins coûteux et plus rapide pour l'étude de petits échantillons, tandis que le RFLP était plus intéressant dans le cas d'échantillons importants. Les études avec les marqueurs moléculaires génétiques sont en train de modifier les connaissances antérieures en ce qui concerne les locus des caractères quantitatifs et qualitatifs (Beavis *et al.*, 1991; Stuber, 1995) et les caractères corrélés négativement du point de vue phénotypique (Goldman, Rocheford et Dudley, 1994; Berke et Rocheford, 1995). Les études actuelles des marqueurs génétiques moléculaires mettent en évidence un grand nombre de similarités génétiques chez un grand nombre de graminées. Ces études ont révélé des liens anciens entre: le maïs et le sorgho (Hulbert, Richter et Axtell, 1990; Whitkus, Doebley et Lee, 1992; Lin, Schertz et Paterson, 1995), le maïs et le riz (Ahn et Tanksley, 1993), le maïs et le blé (Devos *et al.*, 1994) et le maïs et la fétuque (Xu, Slepper et Chao, 1995). On a trouvé des homologies dans un grand nombre de parties du génome du maïs, du blé et du riz (Ahn *et al.*, 1993; Paterson *et al.*1995). L'importance des liens existants entre les espèces suggère que les informations génétiques et les preuves développées pour une espèce peuvent être utilisées pour d'autres espèces. Ainsi les cartes comparatives de génétique moléculaire faciliteront l'identification des QTL et mettront en évidence les locus des gènes correspondant à des caractères agronomiques importants, valables pour l'ensemble des principales céréales à graines.

Ingénierie génétique

Un des outils les plus utiles de la biotechnologie pour le maïs est l'ingénierie génétique. L'insertion de gènes nouveaux en provenance d'autres organismes dans le but de transférer au maïs des caractères qui n'existent pas dans cette espèce ou qui ne peuvent être renforcés et améliorés facilement par sélection conventionnelle, a énormément augmenté le nombre des techniques à la disposition du sélectionneur. Des modifications ont été réalisées chez le maïs tempéré (Fromm *et al.*,

1990; Gordon-Kamm *et al.* 1990). On a maintenant identifié des lignées de nouveau germpalsm tropical qui peuvent être régénérées à partir de cultures de tissu. Ce fait suggére la possibilité de développer des maïs tropicaux modifiés avec une résistance aux insectes (Hoisington, 1995). L'utilisation de la génétique moléculaire et de l'ingénierie génétique pour l'amélioration du maïs tropical est discutée dans le chapitre «Utilisation d'outils spéciaux pour la sélection du maïs».

BIBLIOGRAPHIE

Ahn, S., Anderson, J.A., Sorrells, M.E. & Tanksley, S.D. 1993. Homoeologous relationship of rice, wheat and maize chromosomes. *Mol. Gen. Genet.,* 241: 483-490.

Ahn, S. & Tanksley, S.D. 1993. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci.,* 90: 7980-7984.

Beaumont, V.H., Rocheford, T.R. & Widholm, J.M. 1995. Mapping the anther culture response genes in maize (*Zea mays* L.). *Genome,* 38: 968-975.

Beavis, W.D., Grant, D., Albertsen, M. & Fincher, R. 1991. Quantitative traits loci for plant height in four maize populations and their association with qualitative genetic loci. *Theor. Appl. Genet.,* 83: 141-145.

Beckett, J.B. 1978. B-A translocations in maize. *J. Hered.,* 69: 27-36.

Beckett, J.B. 1991. Cytogenetic, genetic and plant breeding applications of B-A translocations in maize. *In* P.K. Gupta & T. Tsuchiya, eds. *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding, evolution.* Part A, p. 493-529. Amsterdam, Elsevier.

Beckett, J.B. 1994. Locating recessive genes to chromosome arm with B-A translocations. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 314-327. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Bennett, M.D. 1983. The spatial distribution of chromosomes. In *Kew Chromosome Conf. II,* p. 71-79. London, George Allen and Unwin.

Berke, T.G. & Rocheford, T.R. 1995. Quantitative trait loci for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. *Crop Sci.,* 35: 1542-1549.

Berthaud, J., Savidan, Y., Barré, M. & Leblanc, O. 1995. *Tripsacum*: diversity and conservation. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources,* p. 74-85. Mexico, DF, CIMMYT.

Birchler, J.A. 1994. Trisomic manipulation. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 307-308. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Birchler, J.A. & Hart, J.R. 1987. Interaction of endosperm size factors in maize. *Genetics,* 117: 309-317.

Burnham, C.R. 1962. *Discussions in cytogenetics.* Minneapolis, MN, USA, Burgess Publ.

Carlson, W.R. 1978. The B chromosomes of corn. *Ann. Rev. Genet.,* 12: 5-23.

Carlson, W.R. 1986. The B chromosomes of maize. *Crit. Rev. Plant Sci.,* 3: 201-226.

Carlson, W.R. 1988. The cytogenetics of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* 3rd ed., p. 259-343. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Carlson, W.R. 1994. B-A translocation manipulation. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 308-314. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Carlson, W.R. & Chou, T.S. 1981. B chromosomes non-disjunction in corn: control by factors near the centromere. *Genetics,* 97: 379-389.

Chang, R.Y. & Peterson, P.A. 1994. Chromosome labelling with transposable elements in maize. *Theor. Appl. Genet.,* 87: 650-656.

Chase, S.S. 1952. Production of homozygous diploids of maize from monoploids. *Agron. J.,* 44: 263-267.

Chase, S.S. 1969. Monoploids and monoploid derivatives of maize (*Zea mays* L.). *Bot. Rev.*, 35: 117-167.

Chen, C.C. 1969. The somatic chromosomes of maize. *Can. J. Genet. Cytol.*, 11: 752-764.

Coe, E.H., Jr. 1959. A line of maize with high haploid frequency. *Am. Nat.*, 91: 381-385.

Coe, E.H., Jr., Neuffer, M.G. & Hoisington, D.A. 1988. The genetics of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 81-258. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Dellaporta, S.L. & Moreno, M.A. 1994. Gene tagging with Ac/Ds elements in maize. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 219-233. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Dempsey, E. 1994. Traditional analysis of maize pachytene chromosomes. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 432-441. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Devos, K.M., Chao, S., Li, Q.Y., Simonetti, M.C. & Gale, M.D. 1994. Relationship between chromosome 9 of maize and wheat homoeologous group 7 chromosomes. *Genetics*, 138: 1287-1292.

de Wet, J.M.J. & Harlan, J.R. 1978. *Tripsacum* and the origin of maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 129-141. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Doring, H.P. & Starlinger, P. 1986. Molecular genetics of transposable elements in plants. *Ann. Rev. Genet.*, 20: 175-200.

Fedoroff, N.V. 1988. Mobile genetic elements in maize. *In* G.M. Malacinski, ed. *Develop-mental genetics of higher organisms. Primer in developmental biology*, p. 97-125. London, MacMillan Publ.

Fromm, M.E., Morrish, F., Armstrong, C., Williams, R., Thomas, J. & Klein, T.M. 1990. Inheritance and expression of chimeric genes in the progeny of transgenic maize plants. *Bio/Technology*, 8: 833-839.

Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 1-31. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Genovesi, A.D. 1990. Maize (*Zea mays* L.): in vitro production of haploids. *In* Y.P.S. Bajaj, ed. *Biotechnology in agriculture and forestry*, vol. 12, p. 176-203. Berlin, Springer-Verlag.

Goldman, I.L., Rocheford, T.R. & Dudley, J.W. 1994. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois High Protein x Illinois Low Protein cross. *Crop Sci.*, 34: 908-915.

Gordon-Kamm, W.J., Spencer, T.M., Mangano, M.L., Adams, T.R., Daines, R.J., Start, W.G., O'Brien, J.V., Chambers, S.A., Adams, W.R., Willets, N.G., Rice, T.V., Mackey, C.J., Krueger, R.W., Kazsch, A.P. & Lemaux, P.G. 1990. Transformation of maize cells and regeneration of fertile transgenic plants. *Pl. Cell*, 2: 603-618.

Helentjaris, T. 1987. A genetic linkage map for maize based on RFLPs. *Trends Genet.*, 3: 217-221.

Hoisington, D.A. 1995. The role of biotechnology techniques in stress tolerance. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 215-218. Mexico, DF, CIMMYT.

Hulbert, S.H., Richter, T.E. & Axtell, J.D. 1990. Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87: 4251-4255.

Jewell, D.C. & Islam-Faridi, N. 1994. A technique for somatic chromosome preparation and C-banding of maize. *In* M. Freeling & Y. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 484-493. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Jotshi, P.N. & Patel, K.A. 1983. Knobs in Kashmir maize. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 57: 134-137.

Kato-Y, T.A. 1976. *Cytological studies of maize and teosinte in relation to their origin and evolution.* Mass. Agric. Exp. Sta. Bull. 635.

Kato-Y, T.A. 1984. Chromosome morphology and the origin of maize and its races. *In* M.K. Hecht, B. Wallace & G.T. Prence, eds. *Evolutionary biology 17*, p. 219-253. New York, NY, USA, Plenum Press.

Kato-Y, T.A. & Lopez R.A. 1990. Chromosome knobs of the perennial teosintes. *Maydica*, 35: 125-141.

Kermicle, J.L. 1969. Androgenesis conditioned by a mutation in maize. *Science*, 166: 1422-1424.

Kindiger, B. & Hamann, S. 1993. Generation of haploids in maize: a modification of the indeterminate gametophyte (*ig*) system. *Crop Sci.*, 33: 342-344.

Lin, Y.R., Schertz, K. & Paterson, A.H. 1995. Comparative analysis of QTLs affecting plant height and maturity across the Poaceae, in reference to an interspecific sorghum population. *Genetics*, 141: 391-411.

Lisch, D., Chomet, P. & Freeling, M. 1995. Genetic characterization of the mutator system in maize: behaviour and regulation of Mu transposons in a minimal line. *Genetics*, 139: 1777-1796.

Longley, A.E. 1939. Knob positions on corn chromosomes. *J. Agric. Res.*, 59: 475-490.

Longley, A.E. & Kato-Y, T.A. 1965. *Chromosome morphology of certain races of maize in Latin America.* CIMMYT Res. Bull. 1.

Majumdar, G. & Sarkar, K.R. 1974. Chromosome associations during meiosis in haploid maize. *Cytologia*, 39: 83-89.

McClintock, B. 1956. Controlling elements and the gene. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 21: 197-216.

McClintock, B. 1965. The control of gene action in maize. *Bookhaven Symp. Biol.*, 18: 162-184.

McClintock, B. 1968. Genetic system regulating gene expression during development. *Dev. Biol. Suppl.*, 1: 84-112.

McClintock, B. 1978. Significance of chromosome constitution in tracing the origin and migration of races of maize in the Americas. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 159-184. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

McClintock, B., Kato-Y, T.A. & Blumenschein, A. 1981. Chromosome constitution of the races of maize, its significance in the interpretation of relationship between races and varieties in the Americas. Chapingo, Mexico, Colegio de Postgraduados.

Moore, G., Devos, K.M., Wang, Z. & Gale, M.D. 1995. Cereal genome evolution: grasses, line up and form a circle. *Current Bio.*, 5: 737-739.

Mujeeb-Kazi, A. & Riera-Lizarazú, O. 1996. Polyhaploid production in the Triticale by sexual hybridization. *In* S.M. Jain, S.K. Sopory & Veilleux, eds. *In vitro haploid production in higher plants. 1. Fundamental aspects and methods*, p. 175-293. Dordrecht, Netherlands, Kluwer Academic Publishers.

Neuffer, M.G., Jones, L. & Zuber, M.S. 1968. *The mutants of maize.* Madison, WI, USA, Crop Sci. Soc. Am.

O'Donoughue, L.S. & Bennett, M.D. 1994. Durum wheat haploid production using maize wide crossing. *Theor. Appl. Genet.*, 89: 559-566.

Paterson, A.H., Lander, E.S., Hewitt, J.D., Peterson, S., Lincoln, S.E. & Tanksley, S.D. 1988. Resolution of quantitative traits into Mendelian factors by using a complete linkage map of restriction fragmented length polymorphisms. *Nature*, 335: 721-726.

Paterson, A.H., Lin, Y.R., Li, Z., Schertz, K.F., Doebley, J.F., Pinson, S.R.N., Liu, S.C., Stansel, J.W. & Irvine, J.E. 1995. Convergent domestication of cereal crops

by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science*, 269(5231): 1714-1718.

Peterson, P.A. 1987. Mobile elements in plants. *CRC Crit. Rev. Plant Sci.*, 6: 105-208.

Peterson, P.A. 1988. Transposons in maize and their role in corn breeding progress. In *Proc. 43rd Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, p. 55-71. Chicago, IL, USA, ASTA.

Petolino, J.F. & Genovesi, A.D. 1994. Anther and microspore culture. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 701-704. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Ragot, M. & Hoisington, D.A. 1993. Molecular markers for plant breeding: comparisons of RFLP and RAPD genotyping costs. *Theor. Appl. Genet.*, 86: 975-984.

Randolph, L.F. 1932. Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 18: 222-229.

Rhoades, M.M. 1950. Meiosis in maize. *J. Hered.*, 41: 58-67.

Rhoades, M.M. 1955. The cytogenetics of maize. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement*, p. 123-219. New York, NY, USA, Academic Press.

Rhoades, M.M. & Dempsey, E. 1966. Induction of chromosome doubling at meiosis by elongate gene in maize. *Genetics*, 54: 505-522.

Riera-Lizarazú, O., Mujeeb-Kazi, A. & William, M.D.H.M. 1992. Maize (*Zea mays* L.) mediated polyhaploid production in some Triticale using a detached tiller method. *J. Genet. Breed.*, 46: 335-346.

Riera-Lizarazú, O., Rines, H.W. & Phillips, R.L. 1996. Cytological and molecular characterization of oat x maize partial hybrids. *Theor. Appl. Genet.*, 93: 123-135.

Sachan, J.K.S., Ramesha, M.S., Gayen, P. & Lakkawar, V. 1994. Amphidiploid theory of maize origin - revisited. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 68: 67.

Sachan, J.K.S. & Sarkar, K.R. 1985. The present status of Maydeae. *Indian J. Genet.*, 45: 480-491.

Sarkar, K.R. 1974. Genetic selection techniques for the production of haploids in plants. *In* K.J. Kasha, ed. *Haploids in higher plants*, p. 33-42. Guelph, Canada, University of Guelph.

Sarkar, K.R., Pandey, A., Gayen, P., Madan, J.K., Kumar, R. & Sachan, J.K.S. 1994. Stabilization of high haploid inducer lines. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 68: 65-66.

Sarkar, K.R., Sachan, J.K.S. & Roy, A.K. 1991. Selection for haploidy induction potential in maize. In *Proc. Golden Jubilee Symp.*, p. 658-660. New Delhi, Indian Soc. Genet. Plant Breed.

Shatskaya, O.A., Zabirova, E.R., Shcherhak, V.S. & Chumak, M.V. 1994. Mass induction of maternal haploids in corn. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 68: 51.

Shepherd, N.S., Sheridan, W.F., Mattes, M.G. & Deno, G. 1988. The use of mutator for gene tagging: cross referencing between transposable element systems. *In* O.E. Nelson, ed. *Plant-transposable elements*, p. 137-147. New York, NY, USA, Plennum Press.

Stark, E.A., Connerton, I. & Forster, J.W. 1996. Molecular analysis of the structure of the maize B-chromosome. *Chromosome Res.*, 4: 15-23.

Stuber, C.W. 1995. Mapping and manipulating quantitative traits in maize. *Trends Genet.*, 11: 477-481.

Ting, Y.C. 1985. Meiosis and fertility of anther culture derived plants. *Maydica*, 30: 161-169.

Weber, D.F. 1986. The production and utilization of monosomic *Zea mays* in cytogenetic studies. *In* G.M. Reddy & E.H. Coe, eds. *Gene structure and function in higher plants*, p. 191-204. New Delhi, Oxford and IBH.

Weber, D.F. 1991. Monosomic analysis in maize and other diploid crop plants. *In*

P.K. Gupta & T. Tsuchiya, eds. *Chromosome engineering in plants: genetics, breeding and evolution,* Part A, p. 181-209. Amsterdam, Elsevier.

Weber, D.F. 1994. Use of maize monosomics for gene localization and dosage studies. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 350-358. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Wendel, J.F., Stuber, C.W., Edwards, M.D. & Goodman, M.M. 1986. Duplicated chromosome segments in maize (*Zea mays* L.): further evidence from hexokinase isozymes. *Theor. Appl. Genet.,* 72: 178-185.

Whitkus, R., Doebley, J. & Lee, M. 1992. Comparative genome mapping of sorghum and maize. *Genetics,* 132: 1119-1130.

Xu, W.W., Slepper, D.A. & Chao, S. 1995. Genome mapping of polyploid tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) with RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.,* 91: 947-955.

Types de maïs

R.L. Paliwal

Le maïs présente une énorme variabilité en ce qui concerne la couleur, la texture, la composition et l'apparence du grain. Il peut être classifié en fonction de: (i) la constitution du grain et de l'endosperme; (ii) la couleur du grain; (iii) l'environnement dans lequel il pousse; (iv) la maturité; et (v) les utilisations. Nous présenterons dans ce chapitre les différents types de maïs en fonction de l'apparence de l'endosperme et du grain, et de leurs utilisations. La classification basée sur les environnements dans lesquels il est cultivé est présentée dans le chapitre «Environnements du maïs».

Les types de grains les plus importants sont les types cornés, perlés (pop corn), dentés, tendres, cireux, et tuniqués (ou vêtus). Une bonne description des différents types de grains de maïs accompagnée d'illustrations est donnée dans *Maize*, publié par Ciba Geigy en 1979. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) ont décrit les différents types de grains à partir de la classification ci-dessus. Une publication récente intitulée *Specialty corns* recense plusieurs de ces types de maïs, leur amélioration et leur utilisation (Hallauer, 1994).

Economiquement, les types de maïs cultivés les plus importants pour la production de grain, de fourrage et d'ensilage appartiennent à trois catégories principales: cornée, dentée et tendre. Un quatrième type qui peut être ajouté à ce groupe est le maïs avec protéines de qualité (MPQ) utilisant le mutant o2 et sélectionné pour l'amélioration des qualités de son grain. Certains types de maïs utilisés dans l'alimentation humaine et animale ont une d'importance secondaire mais présentent une forte valeur ajoutée. Ces maïs sont: (i) le maïs perlé (pop-corn) cultivé pour son grain qui peut être expansé et utilisé comme collation; (ii) le maïs doux cultivé pour son utilisation en épis verts; et (iii) le maïs cireux. Le tableau 4 donne une estimation des surfaces ensemencées avec les différents types de maïs en milieu tropical. Le chapitre «Utilisation du maïs» fournit des détails sur l'utilisation des différents types de maïs pour l'alimentation humaine, l'alimentation des animaux et l'industrie.

TABLEAU 4
Surfaces ensemencées avec les différents types de maïs sous les tropiques

Types de maïs	Surfaces ensemencées *(millions ha)*
Corné jaune	20,0
Corné blanc	12,5
Denté blanc	19,0
Denté jaune	9,5
Tendre et Morocho	0,6
Pop-corn, doux et cireux	Très faible

Source: CIMMYT, 1988, 1994

MAÏS CORNÉ

A l'origine, les variétés locales de maïs sont pour la plupart de type corné. En général, les grains de maïs corné sont ronds, durs et lisses. L'endosperme est principalement composé d'amidon corné dur, avec seulement un peu d'amidon tendre au centre du grain. Les maïs de type corné germent mieux que les autres types, en particulier dans les sols froids et humides. Ils sont généralement précoces et se dessèchent plus rapidement après avoir atteint la maturité physiologique. Ils sont moins sujets aux dégâts des moisissures et des insectes aux champs et en cours de stockage. Toutefois, leur rendement est généralement plus faible que celui des maïs dentés.

On préfère les maïs cornés pour l'alimentation humaine et pour la fabrication de farine de maïs. Une proportion assez importante des maïs cornés est récoltée en épis verts et comme fourrage en vert; il n'existe aucune estimation de ces surfaces. La plupart des maïs cornés cultivés commercialement ont des grains de couleur jaune-orangé ou blanc crémeux. Il existe toutefois une grande variété de couleurs (jaune, orange, blanc, crème, vert, pourpre, rouge, bleu et noir). Sous les tropiques, le type corné jaune-orangé est cultivé sur une surface de 20 millions d'hectares, tandis que le type corné blanc crémeux est cultivé sur 12,5 millions d'hectares (tableau 4).

MAÏS PERLÉ (POP-CORN)

Le maïs perlé est une forme extrême du maïs corné chez lequel l'endosperme dur occupe la majeure partie du grain, seule subsiste une petite quantité d'amidon tendre dans la partie basale du grain. Les grains, petits, ont un péricarpe épais et une forme variant de rond à oblong. Chauffés, les grains éclatent et l'endosperme est violemment projeté à l'extérieur. Plusieurs formes primitives de maïs possèdent des grains de type perlé. C'est le cas du maïs *Sikkim Primitive*, que l'on trouve dans les régions himalayennes du Sikkim et du Bhoutan; ses grains perlés, qui ressemblent à des grains de riz sont, une fois éclatés, utilisés comme collation. Les grains, avec un taux humidité faible (environ 14 pour cent), sont chauffés à une température d'environ 170°C pour les faire éclater. On considère que plus l'expansion du grain éclaté est importante, meilleure est la qualité de la collation. Il semble y avoir une corrélation négative entre le rendement, l'expansion à l'éclatement et la qualité (Alexander, 1988).

Le maïs perlé est une plante précoce, courte avec des tiges faibles. La plante produit plus de deux petits épis (dans certain cas jusqu'à six), mais le rendement en poids est faible (bien que le nombre total de grains soit élevé). Ce type de maïs, qui est cultivé sur une petite échelle, n'est commercialement pas très important. Dans plusieurs pays tropicaux, les maïs cornés sont expansés par chauffage ou grillés dans le sable chaud et sont utilisés comme collation.

MAÏS DENTÉ

Le maïs denté est le maïs le plus communément utilisé pour la production de grains et l'ensilage. L'endosperme du maïs denté possède un amidon plus tendre que celui du maïs corné; l'amidon dur est limité aux cotés du grain. Quand le grain commence à sécher, l'amidon tendre du sommet du grain se rétracte formant une dépression. Son apparence en forme de dent lui a valu son nom. Les grains dentés sont en général de plus grande dimension et plus plats que les grains de maïs cornés. Ils sont plus profondément insérés sur la rafle, ce qui rend leur égrenage plus difficile que celui des maïs cornés. Les rendements des maïs dentés sont généralement plus élevés que ceux des autres types de maïs. Toutefois, ils ont tendance à être plus sensibles que les maïs à endosperme dur aux moisissures des grains et aux attaques des insectes aussi bien aux champs qu'en cours de stockage. Ils sèchent aussi beaucoup plus lentement.

La plupart des maïs dentés cultivés sont soit à grains blancs (photo 6), couleur préférée pour l'alimentation humaine ou à grains jaunes, trés utilisés pour l'alimentation animale. Ces deux types sont utilisés comme fourrage et dans l'industrie. Sous les tropiques, le maïs blanc denté est cultivé sur 19,0 millions d'hectares et le jaune sur 9,5 millions d'hectares (tableau 4).

MAÏS TENDRE

L'endosperme du maïs tendre est composé presque entièrement d'un amidon très tendre, qui peut être facilement rayé avec l'ongle même lorsqu'il est complètement mûr et prêt à être récolté. C'est le type de maïs prédominant dans les hautes terres des Andes;

il est aussi cultivé dans les hautes terres du Mexique (photo 7). La variabilité pour la couleur et la texture du grain est très importante chez ce type de maïs (Grobman, Salhauana et Sevilla, 1961; Goertz *et al.*, 1978). Le maïs tendre est presque exclusivement utilisé pour l'alimentation humaine, certaines variétés sont utilisées pour la préparation de produits alimentaires spécifiques et de boissons (Serna-Salvidar, Gomez et Rooney, 1994). Les grains de *Cuzco Gigante*, une race de maïs tendre du Pérou, sont larges et disposés sur un nombre réduit de rangs (huit par épi). Depuis peu de temps, le maïs tendre est utilisé pour la production de grains grillés. Les variétés de maïs tendre présentent une grande diversité de couleur de grain, certaines sont utilisées pour l'extraction de colorants alimentaires naturels. En raison de la nature très tendre de son endosperme, ce maïs est très sensible à la pourriture de l'épi, aux vers et autres insectes, aux champs et en cours de stockage, ce qui affecte gravement son pouvoir germinatif. Son rendement potentiel est plus faible que ceux des maïs cornés et dentés.

Un autre type de maïs en train de se populariser dans les hautes terres des Andes est le *Morocho*. Il a été créé par croisement de maïs de type tendre avec des maïs cornés d'altitude. Les grains ont un amidon tendre en leur centre entouré d'une couche périphérique d'amidon dur. Le maïs *Morocho* est plus tolérant à la pourriture de l'épi et aux attaques d'insectes que le maïs tendre. Il a une double utilisation: alimentation humaine et alimentation industrielle des volailles pour laquelle il est préféré au maïs tendre, difficile à moudre.

MAÏS CIREUX

Le maïs cireux est actuellement cultivé sous les tropiques, sur de petites surfaces dans des régions où la population locale le préfère comme culture vivrière. Il est appelé maïs cireux à cause de l'apparence terne de son endosperme semblable à de la cire. L'amidon normal chez les maïs dentés et cornés contient approximativement 70 pour cent d'amylopectine et 30 pour cent d'amylose. L'amidon cireux est entièrement composé d'amylopectine. Le mutant cireux a été découvert en Chine. C'est un maïs particulier, cultivé et utilisé pour répondre à des besoins spécifiques. Dans certaines régions de l'Asie de l'Est on le préfère pour la préparation d'épis verts grillés au stade pâteux. Le maïs cireux bénéficie d'un bon prix sur des marchés industriels spécifiques qui l'utilisent pour la production d'amidon semblable au tapioca. La production industrielle d'amylopectine à partir du maïs cireux a fait l'objet de nombreuses études au cours de ces dernières années. La fraction amylopectine de l'amidon du maïs cireux serait très différente de celle des grains dentés ou cornés normaux (Dintzis, Bagley et Felker, 1995).

OPAQUE-2 ET MAÏS AVEC PROTÉINES DE QUALITÉ (MPQ)

Ce type de maïs possède le gène mutant récessif *o2* (opaque-2) qui double presque le niveau de deux acides aminés essentiels de l'endosperme du maïs: la lysine et le tryptophane. Le gène *o2* améliore remarquablement la qualité des protéines du maïs, une des plus faibles parmi les céréales à grain. La qualité des protéines de ce type de maïs est améliorée mais leur quantité reste inchangée. Le grain typique opaque-2 a un endosperme très tendre avec une apparence crayeuse et terne. Cette texture le rend très sensible à la pourriture de l'épi et aux attaques d'insectes. Le rendement est aussi plus faible que celui des maïs normaux. Ces défauts ont été corrigés grâce à un travail de sélection intensif et à l'accumulation de gènes modificateurs appropriés, qui ont permis l'obtention de grains cornés ou dentés d'aspect presque normal associé à un bon rendement tout en conservant les effets bénéfiques du gène o2 sur la qualité des protéines (Vasal, 1975, 1994; Bjarnason et Vasal, 1992). Ce maïs modifié, qui n'avait plus l'apparence opaque et crayeuse normalement conférée par le gène

o2, a été appelé maïs avec protéines de qualité (MPQ). En dépit du succès remarquable de ces efforts de sélection, le MPQ n'est pas encore largement diffusé sous les tropiques. Sa production commerciale est limitée au Brésil, à la Chine, au Ghana et à l'Afrique du Sud. Plus de détails sur le MPQ, ses utilisations et son développement sont présentés dans le chapitre «Utilisation du maïs» et «La sélection du maïs à desseins particuliers».

MAÏS DOUX

Le maïs doux est d'abord cultivé pour la production d'épis en vert, qui sont mangés grillés ou bouillis. Le grain est récolté encore tendre lorsqu'il contient environ 70 pour cent d'eau. Sa teneur en sucre est élevée, il est doux au goût. La conversion du sucre en amidon est bloquée par des gènes récessifs: sucré (*sugary: su*), ratatiné (*shrinken: sh2*) et fragile (*brittle: bt1*). Les grains à maturité sont ratatinés en raison du retrait de l'endosperme qui a très peu d'amidon. Il est difficile de produire des semences de bonne qualité, la germination est généralement faible. Les grains du maïs doux sont sensibles aux maladies et ont un rendement comparativement plus faible que celui des types cornés et dentés, aussi ne font-ils normalement pas l'objet de productions commerciales sous les tropiques. A l'heure actuelle, quelques variétés et hybrides de type tropical, possédant les gènes sh2 ou bt1, sont disponibles (Brewbaker, 1971, 1977) et commencent à être cultivés commercialement et en particulier en Asie du Sud-Est.

MAÏS NORMAL POUR LA PRODUCTION D'ÉPIS VERTS

Dans la plupart des environnements tropicaux, les maïs cornés normaux et cireux, qui ne présentent pas les problèmes du maïs doux, sont cultivés pour la production d'épis en vert. On a jusqu'à maintenant prêté peu d'attention à la création de types cornés particuliers pour la consommation des épis en vert, bouillis ou grillés. Il existe une variabilité très importante en ce qui concerne l'épaisseur du péricarpe, la texture de l'amidon de l'endosperme; elle pourrait être exploitée pour la création de variétés spéciales pour la production d'épis verts de qualité supérieure, utilisés comme aliment et source d'énergie.

MINI ÉPIS DE MAÏS

Un autre type de maïs qui devient particulièrement populaire est la jeune pousse d'épis de maïs ou mini épi de maïs. Les mini épis de maïs sont récoltés avant leur fécondation et consommés comme légumes frais ou en conserve. Les milieux tropicaux sont particulièrement propices à la production de ce type de maïs où il peut être cultivé toute l'année. La Thaïlande a connu une grande réussite dans cette production (Chutkaew et Paroda, 1994).

Quelques races de maïs tropical du nord-est de l'Himalaya ont un taux de sucre élevé dans les parties végétatives de la plante. De tels types de maïs ont un bon potentiel pour la production de maïs fourrage et de gazohol.

BIBLIOGRAPHIE

Alexander, D.E. 1988. Breeding special nutritional and industrial maize types. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 869-880. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Bjarnason, M. & Vasal, S.K. 1992. Breeding of quality protein maize (QPM). *Plant Breed. Res.*, 9: 181-216.

Brewbaker, J.L. 1971. Breeding tropical supersweet corn. *Hawaii Farm Sci.*, 20: 7-10.

Brewbaker, J.L. 1977. Hawaiian super-sweet #9 corn. *HortScience*, 12: 355-356.

Chutkaew, C. & Paroda, R.S. 1994. *Baby corn production in Thailand: a success story.* Bangkok, APAARI, FAO.

CIMMYT. 1988. *Maize production regions in developing countries.* Mexico, DF, Maize Program, CIMMYT.

CIMMYT. 1994. *1993/94 world maize facts and trends.* Mexico, DF, CIMMYT.

Dintzis, F.R., Bagley, E.B. & Felker, F.C. 1995. Shear thickening and flow-induced structure in a system of DMSO containing waxy maize starch. *J. Rheology,* 39: 1399-1409.

Dowswell, C.R., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Goertz, P., Pollmer, W.G., Villegas, E. & Dhillon, B.S. 1978. Nutritional quality of Andean maize collections and comparisons of some chemical screening methods. *Maydica,* 33: 221-232.

Grobman, A., Salhauana, W. & Sevilla, R. 1961. *Races of maize in Peru: their origins, evolution and classification.* Publication 915. Washington, DC, National Academy of Sciences, National Research Council.

Hallauer, A.R., ed. 1994. *Specialty corns.* Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Serna-Saldívar, S.O., Gómez, M.H. & Rooney, L.W. 1994. Food uses of regular and specialty corns and their dry milled fractions. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns,* p. 263-298. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Vasal, S.K. 1975. Use of genetic modifiers to obtain normal-type kernels with the opaque-2 gene. In *High quality protein maize,* p. 197. Stroudsburg, PA, USA, Hutchinson Ross Publishing.

Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns,* p. 79-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Utilisation du maïs

R.L. Paliwal

L'endosperme du grain de maïs est le principal lieu de stockage des hydrates de carbone et des protéines efficacement synthétisés par le haut rendement photosynthétique de cette plante. Chez les types normaux, l'endosperme représente environ 84 pour cent du poids sec du grain, l'embryon 10 pour cent, et le péricarpe et le scutellum les six pour cent restants. Bien que le maïs soit d'abord cultivé pour la production de grains, toutes les parties de la plante – feuilles, tiges, panicules, spathes et rafles – sont utilisées à des fins diverses (Watson, 1988; Fussel, 1992). Les utilisations du maïs sont plus diversifiées que celles de n'importe quelle autre céréale: (i) alimentation humaine, son utilisation principale (usage domestique ou après transformation industrielle); (ii) fourrage ou grain pour l'alimentation animale; (iii) après fermentation; et (iv) production de divers produits industriels.

Le maïs est sur le plan nutritionnel supérieur à la plupart des autres céréales sur de nombreux points, excepté pour la valeur protéique. La composition nutritive des grains de maïs, de blé et de riz, est présentée dans le tableau 5. La composition des diverses parties du grain de maïs est présentée dans le tableau 6.

Le maïs peut être avantageusement comparé au blé et au riz pour sa valeur nutritive. Il a une teneur élevée en matière grasse, fer et fibres. Son point faible est la qualité de ses protéines: près de la moitié de celles-ci est constituée de zéine qui a une teneur très faible en deux acides aminés essentiels, la lysine et le tryptophane. Cette déficience a été surmontée grâce au développement du maïs avec protéines de qualité (MPQ), qui est sur le plan nutritionnel

TABLEAU 5
Composition nutritive des grains de maïs, blé et riz

Contenu	Fanne de maıs	Farine de blé	Grain poli de nz
	(por 100 g)		
Eau (%)	12,00	12,00	13,00
Calories	362	359	360
Protéines	9,00	12,00	6,80
Graisses	3,40	1,30	0,70
Hydrates de carbonne	74,50	74,10	78,90
Amidon, fibres	1,00	0,50	0,20
Cendres	1,10	0,65	0,60
Calcium	6,00	24,00	6,00
Fer	1,80	1,30	0,80
Phosphore	178	191	140
Thiamine	0,30	0,26	0,12
Riboflavine	0,08	0,07	0,03
Niacine	1,90	2,00	1,50

Source: adapté de Miracle, 1996.

la meilleure des céréales. Le MPQ et ses utilisations seront discutées plus avant dans ce même chapitre.

L'endosperme est principalement composé d'amidon, de quelques protéines et d'une quantité négligeable d'huile. La majeure partie de l'huile est stockée dans le germe, qui a un contenu élevé en protéines; la plus grande partie du sucre et des cendres est aussi stockée dans cette partie du grain.

Dans la plupart des pays tropicaux où il fait l'objet de productions commerciales (photo 8), le maïs est principalement utilisé pour l'alimentation humaine. Quelques pays tropicaux en produisent peu et doivent importer la majorité de leurs besoins. Dans ces pays, le maïs est

TABLEAU 6

Composition et importance des différentes parties du grain du maïs

Composition (%)	Endosperme	Embryon	Péricarpe	Scutellum
Amidon	87,6	8,3	7,3	5,3
Graisses	0,8	33,2	1,0	3,8
Protéines	8,0	18,4	3,7	9,1
Cendres	0,3	10,5	0,8	1,6
Sucres	0,6	10,8	0,3	1,6
Reste	2,7	18,8	86,9	78,6
% de matière sèche	83,0	11,0	5,2	0,8

Source: adapté de Watson, 1988.

TABLEAU 7

Utilisation du maïs dans les pays tropicaux (par région)

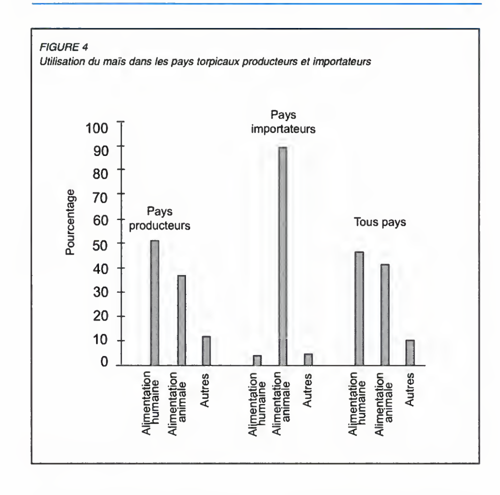
Région	Production totale 1000 tonnes	% alimentation Humaine	% alimentation Animale	% autres
Afrique de l'Est et du Sud	11 523	85	6	9
Afrique de l'Ouest et du Centre	6 172	80	5	15
Afrique du Nord, producteurs[a]	5 378	53	35	12
Afrique du Nord, non producteurs[b]	-	2	92	6
Asie de l'Ouest, producteurs[c]	2 527	49	39	12
Asie de l'Ouest, non producteurs[d]	-	4	93	3
Asie du Sud	11 876	75	5	20
Asie du Sud-Est et Pacifique, producteurs	16 200	53	40	7
Asie du Sud-Est et Pacifique, non producteurs[e]	-	4	91	5
Sud de la Chine	9 000	35	55	10
Mexique, Amérique centrale et Caraïbe	17 735	64	22	14
Amérique du Sud, région andine	3 664	61	32	8
Amérique du Sud, Cône Sud[f]	26 879	13	76	11
Pays producteurs	**110 954**	**51**	**37**	**12**
Tous les pays		**47**	**42**	**11**

[a] Egypte et Maroc
[b] Algérie, Tunisie et Libye
[c] Afghanistan et Turquie
[d] Arabie Saoudite, Iran, Irak, Jordanie, Liban et Syrie
[e] Malaisie et Singapour
[f] Inclut le nord de l'Argentine, le Brésil et le Paraguay
Source: extrait de CIMMYT, 1994

principalement utilisé pour l'alimentation animale. Les pourcentages de maïs utilisé pour l'alimentation humaine et animale sont présentés par régions tropicales dans le tableau 7. Les quantités répertoriées dans la colonne marquée «autre» recouvrent les semences, les maïs utilisés par l'industrie et les pertes en cours de stockage.

Environ la moitié du maïs produit sous les tropiques est utilisé pour l'alimentation humaine, environ 40 pour cent pour

FIGURE 4
Utilisation du maïs dans les pays torpicaux producteurs et importateurs



l'alimentation animale et le reste pour d'autres usages surtout l'industrie et les semences (figure 4). Le maïs est la nourriture de base de la plupart des pays de l'Afrique sub-saharienne, du Mexique, de l'Amérique Centrale, des Caraïbes, de la région andine et de quelques régions de l'Asie du Sud (photo 9). Au Brésil, le maïs sert principalement à l'alimentation animale. En Afrique du Nord, en Asie de l'Ouest et en Asie du Sud-Est, l'utilisation du maïs se partage de façon assez égale entre alimentation humaine et animale.

On admet généralement que l'on assistera à l'avenir, dans les pays en développement, à une augmentation de l'utilisation du maïs pour l'alimentation animale et à une diminution pour l'alimentation humaine. La principale raison de ce changement est l'amélioration attendue du pouvoir d'achat de ces pays, une plus grande partie des habitants pourront s'acheter des protéines animales (Byerlee et Saad, 1993; Pingali et Heisey, 1996).

UTILISATION DU MAÏS POUR L'ALIMENTATION HUMAINE

Le maïs est utilisé comme aliment sous un grand nombre de formes. Comme l'on s'y attend, on trouve la plus grande variété de préparations au Mexique, en Amérique latine et en Afrique sub-saharienne, régions où il constitue l'alimentation de base. Le nombre de préparations est comparativement plus faible en Afrique du Nord, Moyen Orient et Asie. Miracle (1966) a classé les différentes manières de préparer le maïs en Afrique d'après le stade de développement du grain au moment de sa consommation et le type d'utilisation: nourriture, boisson ou autres (substitut de tabac par exemple). Fusell (1992) a préparé une description historique des produits du maïs allant du *piki* aux corn flakes de l'Amérique. Serna-Saldivar, Gomez et Rooney (1994) ont décrit les différentes façons d'utiliser le maïs comme aliment, les plats préparés dans les différentes parties du monde et quelques aliments à base de maïs préparés industriellement. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1966) ont aussi brièvement décrit les différentes façons de manger le maïs dans les diverses régions du monde. Certaines d'entre elles sont résumées ci-dessous.

Epis verts

- Les épis verts sont grillés sur le charbon avec ou sans leurs spathes et les grains sont mangés chauds sur la rafle. Ceci se pratique surtout en Afrique, Asie et quelques régions d'Amérique.
- Les épis verts sont bouillis dans de l'eau avec ou sans leurs spathes, avec ou sans sel ou chaux. Au Mexique, il est courant de faire bouillir les épis verts avec leurs spathes dans de l'eau avec de la chaux et du piment. En Afrique, les épis sont généralement bouillis dans de l'eau salée. En Asie et en Afrique du Nord, les épis, auxquels on a enlevé les spathes, sont bouillis dans de l'eau nature et mangés avec du sel et du beurre. Dans certains pays d'Asie, on préfère les épis verts du maïs cireux pour les consommer bouillis. Dans la plupart des pays les grains des épis bouillis sont mangés immédiatement, chauds sur la rafle. Dans quelques pays d'Afrique les épis bouillis sont séchés au soleil et stockés pour être utilisés ultérieurement après avoir été bouillis à nouveau ou réchauffés.
- Le jus est extrait des grains crus et frais, assaisonné, cuit et préparé en gelée. Cette préparation est très utilisée en Afrique de l'Ouest et de l'Est.
- Les grains crus sont séparés des épis verts et utilisés pour préparer une soupe ou comme légumes de différentes façons. Ils peuvent aussi être séchés ou mis en boîtes pour être utilisés ultérieurement.
- Les grains crus, séparés de l'épi vert, sont écrasés en pâte sans être fermentés. Ils sont ainsi utilisés dans la plupart des pays pour préparer des soupes, des bouillies ou des produits cuits au four tels que les *cachapas* en Colombie et au Venezuela, les *humitas* et *mingau* en Amérique du Sud et les *atoles* au Mexique.
- Les préparations citées ci-dessus sont mises à fermenter pendant plusieurs jours pour préparer des bouillies et des gâteaux.

Grains secs mûrs

Grains entiers

- Les grains sont mangés grillés, surtout en Afrique.
- Les grains de maïs cornés durs ou perlés sont éclatés dans du sable chaud (Afrique et Asie) ou dans des plats chauffés (la plupart des pays) et mangés chauds en pop-corn.
- Le maïs tendre est grillé et mangé chaud surtout dans les régions andines mais aussi aux Etats-Unis.
- Les grains bouillis sont mangés entiers dans quelques pays d'Afrique.
- Les grains bouillis sont écrasés et réduits en pulpe pour faire un produit semblable au riz bouilli (Afrique et Asie).

- Les grains sont cuits dans une eau alcaline et consommés ainsi, *hominy*, en Amérique.
- Les grains sont cuits dans une eau alcaline ou avec de la chaux. Après avoir enlevé le péricarpe, ils sont utilisés pour préparer une soupe ou autres plats semblables comme le *pozole* au Mexique.
- Les grains sont trempés et mis à fermenter, écrasés humides pour faire une sorte de pâte. Après une nouvelle fermentation, on en fait une bouillie, *ogi* et *uji* en Afrique.

Grains secs moulus

- Les grains sont moulus secs pour produire une farine de maïs grossière ou fine qui est utilisée de différentes façons. En Afrique, elle est utilisée pour préparer des pâtées cuites, fermentées ou non.
- Une pâte est préparée pour la fabrication d'un pain sans levain, appelé *chapati* en Asie.
- Une pâte fermentée est préparée pour la fabrication de *chapatis* spéciaux, comme l'*injera* en Ethiopie.
- Les grains peuvent être utilisés pour produire des farines de maïs, biscuits, pain au levain et pain de maïs.
- Ils peuvent aussi être utilisés pour faire des gritz de maïs, avec ou sans le germe. En Afrique et en Asie, les gritz sont bouillis et mangés comme du riz.

Grains trempés

- Les grains sont trempés et cuits dans de l'eau ou dans une solution de chaux et écrasés pour faire une pâte qui peut être utilisée dans différentes préparations.
- Les grains trempés et cuits sont décortiqués et le germe enlevé partiellement ou complètement. Ils sont ensuite broyés pour former des gritz qui sont cuits et mangés comme du riz.
- Préparés comme ci-dessus, les gritz sont bouillis et utilisés pour faire une pâte qui sera utilisée pour préparer des types de pains spéciaux, comme les *arepas* et *sopas*, populaires au Venezuela et dans d'autres pays d'Amérique du Sud.
- Des boissons aigres-douces préparées à partir de bouillie de maïs fermenté ou non sont très appréciées en Afique et en Amérique Latine.

Maïs nixtamalisé

- Les grains sont trempés et cuits dans une solution de chaux puis décortiqués et moulus pour former une pâte appelée *masa*, utilisée de diverses façons au Mexique pour préparer des *tortillas* et *tacos* ou cuite à la vapeur dans des spathes pour préparer les *tamales*.
- La *masa* en pâte est préparée comme décrit ci-dessus puis séchée et broyée en farine de maïs. Cette farine est utilisée pour préparer les *tortillas* et les chips de maïs entre autres, et aussi pour la préparation de farines composites.

Amidon de maïs

L'amidon de maïs est cuit, fermenté ou non, pour préparer divers plats en Afrique.

NIXTAMALISATION

Ce procédé a été développé par les natifs de l'Amérique en même temps que l'amélioration du maïs, de sa culture, et de son utilisation dans la diète quotidienne. Il existe plusieurs articles qui décrivent la technologie, la chimie et les effets nutritifs de la nixtamalisation sur la préparation de *tortillas* et autres produits à partir de la *masa* (Bressani, 1990a; Serna-Saldivar, Gomez et Rooney, 1990, 1994). Les composantes essentielles de la nixtamalisation sont la cuisson de grains de maïs dans une solution de chaux, suivie de l'enlèvement du péricarpe et de la mouture des grains pour préparer la *masa*. La cuisson dans la chaux présente plusieurs avantages: elle facilite l'enlèvement du péricarpe, contrôle l'activité

bactérienne, augmente l'imbibition par l'eau, augmente la gélatinisation des granules d'amidon et améliore la valeur nutritionnelle par une augmentation de la disponibilité en niacine. Le trempage dans une solution de chaux répartit l'humidité et la chaux dans tout le grain ce qui donne leur goût caractéristique aux *tortillas*.

La mélange pour la nixtamalisation est composé d'une part de maïs nature pour deux parts d'une solution contenant environ un pour cent de chaux; la proportion de chaux utilisée peut être beaucoup plus importante (FAO, 1992). Le temps de cuisson peut varier de quelques minutes à une heure et demie, il est généralement compris entre 15 et 45 minutes. La température est normalement maintenue au-dessus de 68°C (Serna-Saldivar, Gomez et Rooney, 1990). La mouture des grains nixtamilisés se fait par simple écrasement à l'aide d'un moulin à main ou électrique, d'un moulin semi-commercial pour les petites industries de campagne ou d'un moulin commercial pour une production à grande échelle de *masa*.

La tendance pour les années à venir est à la production de farine de *masa* sèche. Après la mouture des grains de maïs nixtamalisés, la *masa* humide suit un processus de séchage, mouture, tamisage, classification et mélange pour préparer les différents mélanges de farine de *masa* sèche (Gomez, *et al* , 1987; Serna-Saldivar, Gomez et Rooney, 1994). La farine de *masa* séchée ne rancit pas comme le ferait une farine de grains entiers de maïs; sa durée de conservation peut aller jusqu'à un an. La disponibilité en farine de *masa* séchée pourrait permettre de diversifier et d'augmenter les utilisations du maïs pour la consommation humaine.

D'autres méthodes ont été mises au point pour la fabrication de la farine de *masa* séchée: extrusion par cuisson (Bazua, Guerra et Sterner, 1979), micronisation des gritz de maïs dans une solution de chaux par chauffage à l'aide de lampes à infrarouges (Hart, 1985).

FARINES COMPOSÉES

Le concept de l'utilisation des farines composées pour supplémenter le blé dans la fabrication du pain et des biscuits n'est pas nouveau. L'augmentation globale de la production de blé depuis la révolution verte et la réduction de son prix en termes réels ont stimulé la consommation de cette céréale dans beaucoup de pays tropicaux dans lesquels le climat empêche la culture d'un blé à bonne valeur boulangère. Pendant quelques temps ces pays ont été dépendants des importations de blé ou des donations de farine dans le cadre de l'aide alimentaire. Beaucoup de ces pays tropicaux manquent de devises et doivent restreindre leurs importations de blé ou de farine.

Les chercheurs en production de farine et panification ont démontré qu'il était techniquement possible, dans certaines limites, de substituer au blé des farines d'autres céréales comme le maïs, le sorgho, le mil et aussi le manioc. La plupart des recherches ont mis l'accent sur la faisabilité, le goût et la saveur de telles farines composites pour la production du pain. Toutefois les aspects économiques de ces substitutions n'ont pas été analysés.

Plusieurs pays de l'Afrique sub-saharienne ont des capacités de production de blé très réduites; l'augmentation de la demande de pain de blé crée un marché potentiel pour les farines composites. Toutefois, celles-ci ne sont commercialement utilisées qu'en Zambie (six pour cent de farine de maïs de substitution) et au Zimbabwe (dix pour cent de farine de maïs de substitution). En Amérique latine, plusieurs pays ont mené des recherches sur les farines composites, le Brésil utilise des farines faites à partir de manioc et de maïs. En Inde, quand les variétés à haut rendement de blé tendre ont été importées du Mexique, les consommateurs n'ont pas aimé les *chapatis* caoutchouteux faits à partir de ces nouveaux blés. Une solution pour améliorer la qualité des *chapatis* a été l'utilisation de farines composites de blé et de maïs blanc.

La substitution avec de la farine de maïs est limitée à un maximum de 10 à 20 pour cent, quantités au-delà desquelles la qualité du pain n'est plus acceptable. Les travaux menés au Centre international pour l'amélioration du maïs et du blé (CIMMYT) au Mexique et ailleurs, ont montré qu'il était possible de substituer jusqu'à 10 pour cent de farine de blé sans différence appréciable de la qualité du pain. Pour les biscuits, les substitutions peuvent dépasser 30 pour cent (Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1966).

MAÏS SPÉCIAUX ET LEURS UTILISATIONS DANS L'ALIMENTATION HUMAINE

En dehors des maïs cornés et dentés, qui sont les plus utilisés pour l'alimentation humaine, il existe d'autres types de maïs sélectionnés et utilisés pour des besoins spécifiques (voir chapitre «Types de maïs»). Leurs caractéristiques et leurs utilisations sont décrites ci-dessous.

Maïs tendre

Le maïs tendre est largement cultivé et utilisé comme aliment dans les Andes. Il est communément consommé en épis verts grillés, partiellement éclatés ou grillés mûrs. La *kancha* et la *chicha* sont des boissons indigènes semblables à la bière, faites à base de maïs tendre. Il est aussi utilisé pour préparer au Paraguay un pain spécial appelé *sopa*.

Les grains de maïs grillés sont en passe de devenir très populaires. Les gros grains tendres de la variété *Cuzco gigante* sont chauffés dans une solution alcaline, lavés pour enlever le péricarpe, blanchis pendant quelques heures dans de l'eau chaude et frits pour développer une structure, une couleur et une saveur particulières. Une autre utilisation du maïs tendre qui se développe est la production de colorants naturels à partir de son péricarpe qui peut avoir différentes couleurs.

Maïs perlé (pop-corn)

Les grains durs cornés sont soumis à de hautes températures, soit dans le sable chaud soit dans des plats chauffés pour les faire gonfler et éclater. Le pop-corn est une collation populaire partout dans le monde. Les variétés de maïs cornés durs ont été modifiées et améliorées par sélection pour obtenir le maximum d'expansion à l'éclatement. Les grains de bons pop-corn possèdent un taux d'expansion de 30 à 40 (Rooney et Serna-Saldivar, 1987). Une température d'environ 177°C est nécessaire pour un bon éclatement du grain (Watson, 1988). A cette température, l'eau de l'endosperme est vaporisée ce qui provoque une force et une pression permettant à l'endosperme de gonfler et d'éclater. L'humidité du grain de maïs est importante pour une bonne expansion, ce qui augmente les frais d'empaquetage et de stockage.

Mini épis de maïs

Les jeunes pousses d'épis sont appelées mini épis de maïs. Leur utilisation comme légume a été d'abord développée et promue en Thaïlande. C'est encore aujourd'hui un aliment largement asiatique et très populaire dans les pays d'Asie du Sud-Est. Son utilisation est en cours de diffusion avec d'autres plats orientaux. Les mini épis de maïs sont récoltés quand les soies sont sur le point d'émerger des spathes ou quand elles viennent tout juste d'émerger, mais avant qu'elles ne soient pollinisées. Pour s'assurer que les épis ne pourront être pollinisés, les plantes sont castrées avant l'émission de pollen (comme c'est le cas pour les rangs femelles destinés à la production de semence hybride). Les mini épis sont commercialisés avec ou sans les spathes et les soies; nettoyés, ils sont consommés frais en salade ou au vinaigre, et en conserve. Le tableau 8 compare la valeur nutritive des mini épis de maïs à d'autres salades végétales communément utilisées.

TABLEAU 8

Valeur nutritive des mini épis de maïs et d'autres légumes utilisés en salade

Composantes	Mini épi de maïs	Choux	Concombre	Tomates
	Pour 100g			
Vitamines *(iu)*	64	75	-	735
Humidité *(%)*	89	92	96	94
	(g)			
Graisses	0,20	0,20	0,20	0,20
Protéines	1,90	1,70	0,60	1,00
Hydrates de carbone	8,20	5,30	2,40	4,10
Cendres	0,06	0,70	0,40	1,60
	(mg)			
Calcium	28	64	19	18
Phosphore	86	26	12	18
Fer	0,10	0,70	0,10	0,80
Thiamine	0,05	0,05	0,02	0,06
Riboflavine	0,08	0,05	0,02	0,04
Acide ascorbique	11	62	10	29
Niacine	0,03	0,30	0,10	0,60

Source: adapte de Chutkaew et Paroda, 1994

La Thaïlande est le leader de l'amélioration, de la production et de la commercialisation des mini épis de maïs; elle représente une industrie de plusieurs millions de dollars (Chutkaew et Paroda, 1994). Après la récolte des mini épis, la plante verte est utilisée comme fourrage. Quelques pays d'Asie et d'Afrique produisent maintenant des mini épis de maïs pour la consommation nationale et pour l'exportation vers les pays tempérés industrialisés. Les pays tropicaux ont l'avantage de pouvoir les produire toute l'année et de les exporter frais. Leur culture requiert beaucoup de main-d'œuvre, ce qui donne un avantage comparatif aux pays d'Asie et d'Afrique qui veulent entrer sur le marché international.

Épis verts de maïs

Dans presque tous les pays où l'on cultive du maïs, son épi vert grillé ou bouilli est une collation très appréciée dans les rues où les grains sont mangés directement sur la rafle. Dans quelques pays, la consommation dans les rues d'épis verts grillés ou bouillis augmente, surtout en y étalant du piment dessus. Dans la plupart des pays tropicaux, les épis de maïs corné sont consommés ainsi comme aliment énergétique. Il n'existe généralement pas de statistiques des surfaces de maïs cultivés pour la production d'épis verts. Néanmoins, des études indiquent que dans quelques pays d'Afrique de l'Ouest, plus de 50 pour cent des surfaces de maïs sont récoltées en épis verts. Cette pratique a certains avantages: (i) le maïs récolté en épis verts échappe aux problèmes de pourriture des épis et de dégâts d'insectes aux champs; (ii) il représente une source très utile d'énergie et de nourriture entre les récoltes des cultures principales; (iii) grillés ou bouillis les épis verts sont largement consommés par les enfants et les femmes, le grain au stade laiteux est plus nutritif que le riz par exemple. Les grains frais séparés des épis verts sont aussi consommés comme un légume ou pour la préparation de desserts ou d'entremets aigres. Les plantes encore vertes quand les épis sont récoltés, fournissent un fourrage meilleur que les pailles sèches laissées après la récolte de maïs mûr.

La production d'épis de maïs verts occupe le champ pour une durée courte permettant ainsi une intensification des systèmes de culture. L'amélioration de la qualité du maïs pour la consommation en épis verts n'a pratiquement fait l'objet d'aucune attention. Ce sujet est abordé dans le chapitre «Sélection du maïs à desseins particuliers».

Dans la plupart des pays tempérés et industrialisés, la sélection des variétés de maïs doux pour la texture du grain et son goût sucré, a fait l'objet d'une attention particulière. Un grand nombre de variétés et hybrides sont maintenant disponibles pour les régions tempérées. Dans le passé, toutes les variétés de maïs doux étaient faites à partir du gène sucré (*su*). Maintenant, le gène ratatiné (*shrunken*: *sh2*) et le gène fragile (*brittle*: *bt1*) sont également utilisés pour produire des variétés extra douces. Quand les épis sont récoltés, trois semaines après la pollinisation, les grains de maïs doux peuvent avoir jusqu'à 50 pour cent de sucre et seulement 15 à 20 pour cent d'amidon dans l'endosperme. Les chiffres correspondants pour la composition de l'endosperme d'un grain denté à ce stade sont d'environ 11 pour cent de sucre et 50 pour cent d'amidon. Les variétés de maïs doux ne sont pas très cultivées dans les pays tropicaux en raison de leurs sensibilités aux maladies et insectes et de leurs faibles rendements. Toutefois, cette situation devrait changer dans un proche avenir et des variétés et hybrides de maïs doux seront probablement bientôt disponibles pour être cultivées et consommées dans les pays tropicaux.

MAÏS AVEC DES PROTÉINES DE QUALITÉ (MPQ)

Ce type de maïs possède le gène opaque-2 (*o2*). L'apparence terne du grain et les autres caractères indésirables associés au gène *o2* ont été surmontés par l'accumulation de modificateurs génétiques et par d'importants efforts de sélection menés pendant plusieurs années par des scientifiques du CIMMYT au Mexique et dans d'autres pays (Vasal, 1994). La qualité protéique du MPQ est bien supérieure à celle du maïs normal. La fraction de zéine est réduite à 10-13 pour cent dans le MPQ contre 39 pour cent chez le maïs normal. D'autre part, la glutéine et les autres fractions semblables sont augmentées. Dans ce type de grain, le contenu de tryptophane est d'environ un pour cent (le double de celui d'un grain de maïs normal) et la lysine d'environ quatre pour cent. La supériorité biologique et nutritionnelle du MPQ a été démontrée très souvent pour l'alimentation des enfants et des adultes, particulièrement les femmes (Vietmeyer, 1988; Bressani, 1990b; Graham, Lembcke et Morales, 1990; Mertz, 1990; Vasal, 1994). Malgré l'amélioration de la qualité protéique du MPQ, son utilisation pour l'alimentation humaine est encore très limitée. Seuls quelques pays comme le Brésil, le Ghana et l'Afrique du Sud font des efforts pour lancer sa culture. Quelques études montrent que les variétés de maïs sélectionnées pour leurs qualités protéiques pourraient aussi convenir à la production d'épis verts et de farines composites. L'utilisation potentielle du MPQ pour la préparation industrielle de collations et l'alimentation animale est présentée ci-après.

MAÏS FOURRAGER

La plante de maïs est un excellent fourrage pour l'alimentation de vaches laitières et de bovins de trait. Le maïs est utilisé comme fourrage à différents stades de son développement, en particulier à partir de la sortie de la panicule mâle. La plante n'est pas toxique (pas d'acide prussique ni d'acide hydrocyanique) et de ce fait elle peut être consommée avant même la floraison ou par temps sec. Le meilleur stade d'utilisation du maïs comme fourrage est le stade grain pâteux, c'est aussi le meilleur stade pour préparer l'ensilage. Il surpasse toutes les autres cultures

utilisées comme fourrage pour la production en matière sèche et en éléments digestibles à l'hectare. L'utilisation du maïs ensilage est plus courante en milieu tempéré où le climat froid limite la croissance du maïs et la longueur de son cycle. Elle n'est pas courante dans les pays tropicaux où l'on peut produire plus d'une culture de maïs par an. La paille laissée après la récolte du grain est aussi utilisée comme fourrage, particulièrement dans le cas des variétés dont les feuilles et les tiges sont encore vertes au moment de la récolte.

Le maïs est une importante culture fourragère dans le sud et le sud-est de l'Asie et dans quelques pays du Moyen-Orient. Généralement, les variétés à grains sont semées à forte densité et utilisées comme culture fourragère. Seules quelques variétés ont été sélectionnées spécialement pour la production de fourrage vert. Quelques hybrides de maïs x téosinte sont aussi utilisés pour la production de fourrage. La densité nécessaire pour la production maximum de fourrage est plus élevée que pour la production de grain. Toutefois, on ne connaît pas avec précision l'impact des fortes densités de semis de ces variétés fourragères sur le rendement et la valeur nutritionnelle (Pinter *et al.*, 1990, 1994).

Les statistiques des surfaces de maïs cultivé comme fourrage ne sont généralement pas disponibles. Ceci peut être en partie dû au fait que le maïs est souvent cultivé à deux fins: fourrage et grain. Dans quelques pays d'Asie et en Egypte, les agriculteurs sèment le maïs à très forte densité et éclaircissent progressivement la culture pour utiliser les plantes enlevées comme fourrage. Quelquefois les feuilles les plus basses sont enlevées pour être utilisées comme fourrage. Au Mexique et en Amérique centrale, les tiges au-dessus des épis ayant atteint un développement suffisamment avancé, sont coupées pour être utilisées comme fourrage. Toutes ces pratiques réduisent généralement le rendement en grain. Les tiges vertes, après la récolte des mini épis de maïs, sont aussi utilisées comme fourrage vert.

Il existe très peu d'information sur l'utilisation du MPQ pour la production fourragère. Il pourrait présenter quelque avantage pour la production d'ensilage pour les vaches laitières. L'ensilage d'épi vert du MPQ en *corn cob mix* (CCM) devient assez populaire dans les pays du nord de l'Europe où le maïs ne peut arriver à maturité. Des études ont montré que *o2* CCM aurait un rendement égale mais une qualité nutritionnelle supérieure au maïs CCM normal pour l'alimentation des porcs (Pinter, Burucs et Alfondi, 1995).

MAÏS: ALIMENT DU BÉTAIL ET DES VOLAILLES

Environ 40 pour cent du maïs produit dans les pays tropicaux est utilisé pour l'alimentation animale. Comparé aux autres grains utilisés pour l'alimentation animale, le maïs donne les taux de conversion en viande, lait et œufs les plus élevés. Sa haute teneur en amidon et sa basse teneur en fibres en font une source d'énergie hautement concentrée pour la production animale. Aucune statistique précise concernant l'utilisation du maïs pour l'alimentation des gros animaux et des volailles n'est disponible. Toutefois, on pense que dans les pays tropicaux la majeure partie est utilisée pour l'alimentation des volailles. Le maïs jaune est préféré pour l'alimentation animale. Il est donné sous forme de grains entiers, cassés ou grossièrement moulus, sec, humide ou cuit à la vapeur et généralement supplémenté avec d'autres sources de protéines et de vitamines. L'utilisation de formules d'aliments pour animaux n'est pas encore très courante dans les pays tropicaux. Toutefois, avec l'apparition d'élevages de volaille de plus en plus importants dans la plupart des pays en développement, on s'attend à ce que l'utilisation d'aliments formulés augmente rapidement dans le futur.

L'utilisation de maïs avec des protéines de qualité (MPQ) présente un intérêt particulier pour l'alimentation, Nous avons déjà mentionné l'utilisation de CCM dans la section précédente.

L'importance des grains de MPQ a été amplement démontrée dans le cas de la ration des porcs. Son utilisation connaît quelque développement en Chine et au Brésil. Des études ont montré que l'utilisation de MPQ comme composante de l'alimentation porcine peut aider à réduire les coûts en fonction des ratios des prix MPQ, maïs normal et soja (Lopez-Pereira, 1992). Une des raisons expliquant pourquoi le MPQ n'est pas utilisé dans la production porcine pourrait venir du fait qu'il n'est pas produit commercialement et donc ne se trouve pas sur le marché.

TRANSFORMATION INDUSTRIELLE DU MAÏS

L'industrie fabrique et commercialise un très grand nombre de produits alimentaires à base de maïs. Plusieurs des produits alimentaires mentionnés précédemment sont maintenant commercialisés à plus ou moins grande échelle. Une grande variété de produits alimentaires à base de maïs est à l'heure actuelle disponible dans les épiceries et supermarchés. Aux Etats-Unis, plus de 1 000 produits en vente dans un supermarché classique sont dérivés complètement ou partiellement du maïs (Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996). Ces produits comprennent: tortillas, farine de maïs (masa), chips et plusieurs autres collations, céréales pour petit-déjeuner, épaississeur, pâtes, sirops, édulcorants, gritz, huile de maïs, boissons sans alcool, bière et whisky.

L'industrie utilise des procédés de mouture humide ou à sec pour fabriquer divers aliments pour les humains et le bétail et des produits industriels. La mouture humide est utilisée pour la production d'amidon pur, d'édulcorants – dextrose, fructose, glucose et sirops y compris les sirops à haute teneur en fructose –, de protéines, d'amidon industriel, de fibres, d'éthanol et d'huile de germes de maïs. Toutefois, les aliments pour le bétail et les volailles représentent le principal produit de l'industrie du maïs qui utilise essentiellement des maïs cornés et dentés. L'industrie utilise aussi la mouture humide pour produire, à partir de maïs de types spéciaux tel que le maïs cireux, de l'amidon de grande qualité de type tapioca ou, à partir de maïs riches en amylose, des amidons particuliers appelés amidons d'amylo maïs. L'amidon de maïs est le produit le plus important fabriqué à partir de mouture humide; il est utilisé dans un grand nombre d'aliments et d'applications industrielles (Watson, 1988). L'amidon et l'huile représentent environ 70 pour cent des produits extraits par mouture humide. Les 30 pour cent restant sont essentiellement des protéines et des fibres (surtout cellulose et hémicellulose) qui sont utilisées pour la fabrication d'aliments pour le bétail.

La mouture sèche est aussi utilisée pour la fabrication d'une importante gamme de produits alimentaires et non alimentaires. Trois procédés de base sont utilisés en mouture sèche. Le premier procédé consiste à moudre les grains entiers avec des meules de pierre pour produire les *hominy*, les gritz de maïs, les «corn meal» et autres farines de maïs entier riche en son et germe. Le second procédé, qui est le plus courant, nécessite le dégermage du grain. L'endosperme est alors utilisé pour la production des gritz de qualité, de farines de différents types et de céréales pour le petit-déjeuner qui ont une longue durée de conservation (pas de rancissement après dégermage). Les principaux produits dérivés de ce procédé sont le germe, qui est utilisé pour la production d'huile de maïs, soit par extrusion, soit par extraction à l'aide de solvants, et la farine de germe dégraissée. Différents types de gritz et de corn-flakes sont produits par mouture à sec de l'endosperme. Le troisième procédé est surtout utilisé par l'industrie de la brasserie, qui est le principal utilisateur des produits de mouture à sec. Par fermentation des grains entiers de maïs, des farines, de l'amidon, des sirops, du dextrose et des mollasses, à l'aide de micro-organismes spécifiques, on obtient toute une série de produits. Les nouveaux micro-

organismes issus des biotechnologies permettent de fabriquer de nouveaux produits. L'industrie devrait, à l'avenir, utiliser de plus en plus de maïs et de ses produits dérivés pour la fabrication de bière et de liqueurs distillées.

Les procédés de mouture à sec et de mouture en humide sont tous les deux utilisés pour la production d'éthanol ou de gazohol à partir du maïs. Environ un tiers du gazohol est produit par le procédé de mouture à sec et deux tiers par mouture en humide. Un peu plus de 70 pour cent du gazohol produit par les deux procédés est fabriqué à partir de l'amidon. Le reste, quelques 11 pour cent de cellulose, l'hémicellulose, les déchets d'amidon et les sucres, est utilisé pour la production de compléments alimentaires pour les animaux. Le «Laboratoire national d'énergie renouvelable» aux USA a mis au point une technique faisant appel à la biotechnologie pour augmenter la production de gazohol. Ce laboratoire a sélectionné certains champignons, il a aussi créé, par génie génétique, des bactéries qui peuvent rompre et hydrolyser les liaisons des celluloses et des hemicelluloses pour produire de l'alcool à partir de ces hydrates de carbone complexes. Ce procédé pourrait augmenter de 13 pour cent la production d'éthanol à partir du maïs, entraînant une baisse du coût de production du gazohol qui deviendrait ainsi plus compétitif. Cette avancée technologique pourrait ouvrir les portes à une révolution dans la production de l'éthanol à partir du maïs. Les rafles et pailles de maïs, qui sont dépourvues d'amidon, ont une valeur alimentaire réduite; toutefois leur cellulose pourrait servir à la production d'éthanol (Elander et Russo, 1993). Les techniques actuelles rendues possibles grâce à la biotechnologie et au génie génétique pourraient révolutionner la production de carburant sous les tropiques.

BIBLIOGRAPHIE

Bazua, C.D., Guerra, R. & Sterner, H. 1979. Extruded corn flour as an alternative to lime heated corn flour for tortilla preparation. *J. Food Sci.*, 44: 940.

Bressani, R. 1990a. Chemistry, technology and nutritive value of maize tortillas. *Foods Rev. Int.*, 62: 225.

Bressani, R. 1990b. Nutritional value of high-lysine maize in humans. *In* E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize*, p. 205. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.

Byerlee, D. & Saad, L. 1993. *CIMMYT's economic environment to 2000 and beyond – a revised forecast.* Mexico, DF, CIMMYT.

Chutkaew, C. & Paroda, R.S. 1994. *Baby corn production in Thailand – a success story.* Bangkok, APAARI, FAO.

CIMMYT. 1994. *1993/94 world maize facts and trends.* Mexico, DF.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Elander, R.T. & Russo, L.J. 1993. *Production of ethanol from corn fiber.* Paper presented at the 1st Biomass Conf. of the Americas: Energy, Environment, Agriculture and Industry, Burlington, VT, USA.

FAO. 1992. *Maize in human nutrition.* Rome.

Fussell, B. 1992. *The story of corn.* New York, NY, USA, Alfred A. Knopp.

Gómez, M.H., Rooney, L.W., Waniska, R.W. & Pflugfleder, R.L. 1987. Dry corn masa for tortilla and snack food production. *Cer. Foods World*, 32: 372.

Graham, G.G., Lembcke, J. & Morales, E. 1990. Quality protein maize as the sole source of dietary protein and fat for rapidly growing young children. *Pediatrics*, 85: 85.

Hart, E.R. 1985. *Cereal processing.* US Patent 4: 555: 409.

López-Pereira, M.A. 1992. *The economics of quality protein maize as an animal feed. Case studies of Brazil and El Salvador.* CIMMYT Economics Working Paper 92-06. Mexico, DF.

Mertz, E.T. 1990. Discovery of high lysine, high tryptophan cereals. *In* E.T. Mertz, ed.

Quality protein maize, p. 9. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.

Miracle, M.P. 1966. *Maize in tropical Africa.* Madison, WI, USA, The University of Wisconsin Press.

Pingali, P.L. & Heisey, P.W. 1996. Cereal crop productivity in developing countries: past trends and future prospects. In *Proc. Conf. Global Agric. Sci. Policy for the 21st Cent.*, Melbourne, Australia, p. 51-94.

Pinter, L., Alfoldi, Z., Burucs, Z. & Paldi, E. 1994. Feed value of forage maize hybrids varying in tolerance to plant density. *Agron. J.*, 86: 799-804.

Pinter, L., Burucs, Z. & Alfoldi, Z. 1995. Comparison of normal and opaque-2 maize genotypes used for corn cob mix in pig feeding. *Agron. J.*, 87: 547-550.

Pinter, L., Schmidt, J., Jozsa, S. Szabo, J. & Kelemen, G. 1990. Effect of plant density on the feeding value of forage maize. *Maydica*, 35: 73-79.

Rooney, L.W. & Serna-Saldívar, S.O. 1987. Food uses of whole corn and dry-milled fractions. *In* S.A. Watson & P.R. Ramstad, eds. *Corn: chemistry and technology*, p. 399-430. St Paul, MN, USA, American Association of cereal Chemists.

Serna-Saldívar, S.O., Gómez, M.H. & Rooney, L.W. 1990. The technology, chemistry and nutritional value of alkaline cooked corn products. *In* Y. Pomeranz, ed. *Advances of cereal science and technology*, vol. 10. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.

Serna-Saldívar, S.O., Gómez, M.H. & Rooney, L.W. 1994. Food uses of regular and specialty corns and their dry-milled fractions. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns*, p. 263-298. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns*, p. 79-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Vietmeyer, N.D., ed. 1988. *Quality protein maize.* Report of an Ad-hoc Panel of the Advisory Committee on Technology Innovation, Board on Science and Technology for International Development, National Research Council, USA. Washington, DC, National Academic Press.

Watson, S.A. 1988. Corn marketing, processing, and utilization. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, p. 882-940. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Environnements du maïs

R.L. Paliwal

Le maïs est cultivé dans un grand nombre d'environnements tropicaux différents qui doivent être pris en compte pour l'amélioration et la production de cette culture. Une bonne compréhension et une classification précise de ceux-ci sont essentielles pour identifier les germplasms adaptés et productifs pour ces différentes régions, c'est pourquoi les programmes d'amélioration et de production de chaque pays doivent être basés sur la connaissance des environnements auxquels ils sont destinés. Le CIMMYT (1988) a conduit une étude importante des environnements du maïs dans 63 pays en développement, dans le but de délimiter les principaux environnements du maïs appelés méga-environnements, afin de lui permettre de mieux structurer les efforts de ses programmes de développement de germplasms. Dowswell, Paliwall et Cantrell (1996) ont décrit les environnements des pays en développement et leurs besoins en germplasm. La connaissance actuelle de ces environnements et son importance pour la planification des programmes d'amélioration et de production du maïs seront développés dans ce chapitre.

La classification des environnements du maïs est d'abord basée sur les régions climatiques majeures correspondant à l'altitude où le maïs est cultivé. Les pays/régions situés entre l'équateur et le 30°N et 30°S constituent les régions tropicales et les maïs cultivés dans ces régions sont appelés maïs tropicaux. Les pays/ régions situés entre le 30° et le 34° Nord et Sud constituent les régions subtropicales. Une gamme de génotypes de types tropicaux à subtropicaux, les derniers obtenus par introgression de germplasm tropical et tempéré, est cultivée dans ces régions. Les régions tropicales sont subdivisées, suivant l'altitude, en trois catégories: basses terres tropicales (niveau de la mer à <1 000 manm), moyenne altitude tropicale (1 000 à 1 600 manm) et hautes terres tropicales (>1 600 manm). Le germplasm de type subtropical est aussi cultivé dans des environnements d'altitude moyenne. Les génotypes de maïs sont donc classés de la façon suivante: (i) basses terres tropicales (photo 10); (ii) basses terres subtropicales et moyenne altitude; et (iii) hautes terres tropicales (photo 11). On estime que 38 millions d'hectares de maïs sont semés dans les basses terres tropicales, 17 millions d'hectares dans les régions subtropicales et de moyenne altitude et 6,5 millions d'hectares dans les hautes terres tropicales. Toutefois, ces principales classes de génotypes ne suivent pas strictement les paramètres de latitudes et longitudes; la température de la saison de culture a en effet une influence considérable sur leur adaptation. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1966) ont décrit plus précisément les principaux environnements pour la culture du maïs, indiquant les températures moyennes, minimum et maximum pendant la saison de culture.

Dans la classification des méga-environnements du maïs, les scientifiques du CIMMYT ont inclus quelques caractéristiques supplémentaires qui ont une influence sur l'adaptation des génotypes à un environnement spécifique et sur leur acceptation par les agriculteurs. Ces caractéristiques sont: (i) la classe de maturité qui peut être tardive, intermédiaire, précoce et extra précoce, suivant la saison de culture et la disponibilité en eau; le type de grain préféré par les agriculteurs,

TABLEAU 9

Maïs des basses terres tropicales et surface pour les différentes classes de maturité

Classe de maturité	Jours de maturité	Surface *(millions ha)*	Type de grain	Surface *(millions ha)*
Extra précoce	80 - 90	2,5	Corné et denté blancs	0,5
			Corné jaune	2,0
Précoce	90 - 100	8,5	Corné blanc	2,5
			Denté blanc	0,7
			Corné jaune	4,0
			Denté jaune	1,3
Intermédiaire	100 - 110	13	Corné blanc	1,4
			Denté blanc	3,2
			Corné jaune	5,2
			Denté jaune	3,2
Tardif	110 - 130	12	Corné blanc	2,5
			Denté blanc	4,0
			Corné jaune	4,5
			Denté jaune	1,0

Source: adapté de CIMMYT, 1988, Vasal, McLean et Narro, 1994.

corné, denté ou tendre; et (iii) la couleur du grain, jaune ou blanc. Le tableau 9 présente, pour les basses terres tropicales, les estimations des surfaces ensemencées par classe de maturité et par type de grain. Le tableau 10 fournit le même type d'estimation pour l'ensemble des régions subtropicales et de moyenne altitude.

Le CIMMYT (1988) a collecté et publié les informations concernant les principaux facteurs biotiques et abiotiques qui ont une incidence sur la productivité du maïs et doivent être pris en compte pour une bonne adaptation des germplasms dans les divers environnements des 63 pays en développement. Sur cette base, un environnement maïs peut être défini par exemple comme basse terre tropicale, germplasm corné tardif blanc avec résistance au mildiou duveteux et foreur des tiges, et tolérance à la sécheresse. L'information pour la préparation de cette classification provient principalement de l'expérience et des connaissances de chercheurs sur le maïs (Pham et Edmeades, 1987). Pollak et Pham (1989) ont perfectionné la classification des méga-environnements de l'Afrique sub-saharienne en appliquant les techniques d'analyse multivariable aux données agroclimatiques de longue durée des stations régionales de recherche agricole. Pollak et Corbett (1993) ont utilisé les données agroclimatiques spatiales et la technologie du système d'information géographique (GIS) pour classer les méga-environnements du maïs du Mexique en 10 groupes (au lieu des 13 méga-environnements basés sur des enquêtes).

Une étude qui fournirait une description par pays des environnements maïs, les surfaces de chacun de ceux-ci et les caractéristiques des germplasms cultivés pourrait être très utile. Une telle étude pourrait être basée sur l'expérience accumulée par les chercheurs sur le maïs, sur des techniques statistiques et sur l'utilisation du système d'information géographique. Cette classification deviendrait un outil stratégique pour la planification de la recherche et du développement et une source d'information pour permettre de définir les priorités et les attributions budgétaires. Ces

TABLEAU 10
Les surfaces des différentes classes de maturité des environnements subtropicaux et moyenne altitude

Classes de maturité	Surface *(millions ha)*	Types de grains
Extra-précoce	-	-
Précoce	2,0	Corné blanc, denté blanc, corné jaune et denté jaune
Intermédiaire	5,5	Corné blanc, denté blanc, corné jaune et denté jaune
Tardif	9,5	Corne blanc, denté blanc, corné jaune et denté blanc

Source: adapte de CIMMYT, 1988, Bjarnason, 1994

informations sur les données spatiales permettraient l'identification de zones ou régions semblables pour le testage de germplasms et de technologies appropriées et d'aider ainsi à l'adoption de germplasm.

La quantité d'irradiation interceptée par le couvert végétal est un facteur limitant d'un certain nombre d'environnements tropicaux du maïs. La performance individuelle des plantes est en relation directe avec des facteurs tels que la nébulosité et la densité des plantes. La plupart des environnements maïs dépendent de la seule pluviométrie. Les surfaces de maïs irriguées sous les tropiques sont limitées et la plupart se trouvent en régions subtropicales. Les maïs cultivés en sec souffrent des irrégularités de la pluviométrie pendant la saison de culture. Sécheresse, excès d'humidité, déficience en azote, acidité des sols, toxicité aluminique et salinité sont quelques-uns des stress abiotiques les plus courants dans les environnements du maïs des basses terres tropicales. La sécheresse, l'acidité des sols et les déficiences en azote sont les stress majeurs dans les environnements subtropicaux et de moyenne altitude, tandis que la sécheresse, les semis trop profonds, l'adaptation aux températures froides et quelquefois les dégâts du gel sont les principaux facteurs limitant du maïs cultivé dans les hautes terres du maïs. Le problème des stress abiotiques sera discuté plus loin dans le chapitre «Stress abiotiques affectant le maïs». Le maïs sous les tropiques est aussi sujet à une série de prédateurs tels que les maladies, les insectes et les mauvaises herbes, y compris le parasite *Striga*. Ces aspects sont analysés dans les chapitres «Maladies du maïs» et «Insectes du maïs».

La saison de culture est un facteur important de différenciation des environnements tropicaux du maïs. Dans la plupart des régions tropicales (excepté dans les hautes terres et les latitudes subtropicales les plus élevées) le maïs peut être cultivé toute l'année, si l'eau n'est pas un facteur limitant. La saison d'été est la principale saison de culture du maïs, elle commence avec le démarrage des pluies. Durant cette saison, la température est à son maximum ou presque au moment du semis du maïs. Les journées sont chaudes et humides au moment de sa floraison et le maïs mûrit lorsque la température commence à baisser. Dans les régions avec une saison des pluies bi-modale ou lorsque l'irrigation est possible, une deuxième culture de maïs, appelée saison de maïs mineure ou d'hiver, peut être conduite. Les températures au semis et à la récolte sont inversées par rapport à la saison principale. Le maïs est semé pendant la saison froide et la date de semis dépend précisément du moment où les températures sont suffisamment élevées pour permettre la germination (de 8 à 10°C). La récolte se fait à une époque où les températures remontent. Dans le delta de la rivière Rouge par exemple, le maïs d'hiver est semé en direct ou le plus souvent transplanté d'octobre à décembre; il est récolté en avril ou en mai, (Uy, 1996). Une troisième culture, encore moins importante, a lieu au printemps. Semée en février ou mars, elle est généralement utilisée pour la production d'épis verts ou de fourrage car les réserves en eau sont souvent

insuffisantes pour la mener jusqu'à la récolte en grains. De plus, les risques climatiques de la culture de printemps qui sont importants (pollinisation et fécondation pendant la saison sèche et chaude et récolte au début de la saison des pluies) découragent la production de grains pendant cette saison. Les cultures de maïs d'hiver et de printemps nécessitent des germplasms de types différents de ceux de la saison principale.

Les types de semences utilisés constituent aussi une composante importante des environnements maïs sous les tropiques. Ces semences sont très variées: variétés locales ou propres semences de l'agriculteur, variétés améliorées en pollinisation libre et divers types d'hybrides. En règle générale, les agriculteurs se trouvant dans des environnements marginaux et peu favorables utilisent leurs propres semences ou des semences bon marché et un bas niveau d'intrants. Par contre, dans des environnements ayant une bonne pluviométrie ou accès à l'irrigation, les agriculteurs adoptent plus rapidement les hybrides et appliquent un niveau plus élevé d'intrants. La majorité des maïs d'hiver sont des hybrides Une bonne connaissance des aspects socio-économiques des environnements du maïs est essentielle à une bonne planification de programmes d'amélioration et de production appropriés (Beck et Vasal, 1993).

BIBLIOGRAPHIE

Beck, D. & Vasal, S.K. 1993. Our clients, their research capacities, and germplasm needs. *In* R.N. Wedderburn, ed. *International testing: evaluating and distributing maize germplasm products. CIMMYT Maize Program Special Report*, p. 1-10. Mexico, DF.

Bjarnason, M.S. 1994. Research on maize for the subtropics. *In* M.S. Bjarnason, ed. *The subtropical, midaltitude and highland maize subprogram. CIMMYT Maize Program Special Report*, p. 1-18. Mexico, DF.

CIMMYT. 1988. *Maize production regions in developing countries*. Maize Program, CIMMYT. Mexico, DF.

Dowswell, C.R., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Pham, H.N. & Edmeades, G.O. 1987. Delineating maize production environments in developing countries. In *CIMMYT research highlights 1986*, p. 3-11. Mexico, DF.

Pollak, L.M. & Corbett, J.D. 1993. Using GIS data sets to elassify maize-growing regions in Mexico and Central America. *Agron. J.*, 85: 1133-1139.

Pollak, L.M. & Pham, H.N. 1989. Classification of maize testing locations in sub-Saharan Africa by using agroclimatic data. *Maydica*, 34: 43-51.

Uy, T.H. 1996. *Transplanting maize on wetland: a technical manual based on a successful case-study in Viet Nam.* Rome, FAO.

Vasal, S.K., McLean, S. & Narro, L. 1994. Lowland tropical germplasm development and population improvement at CIMMYT headquarters. *In* S.K. Vasal & S. McLean, eds. *The lowland tropical maize subprogram. CIMMYT Maize Program Special Report*, p. 1-13. Mexico, DF.

Maladies du maïs

R.L. Paliwal

Le maïs tropical est attaqué par un grand nombre de pathogènes responsables de pertes économiques importantes. La monographie de Wellman (1972) *Tropical American plant diseases* indique que 130 maladies affectent la culture du maïs sous les tropiques (comparé à 85 maladies sous climat tempéré). Les climats chauds et humides sous lesquels le maïs est généralement cultivé sous les tropiques sont plus propices au développement et à la diffusion des pathogènes responsables des maladies. D'autre part, le maïs tropical est cultivé dans un nombre important d'environnements différents. Par exemple, dans les hautes terres, il est cultivé sur de petites surfaces où des races distinctes de pathogènes ont coexisté avec lui pendant des siècles. Des progrès importants ont été faits pour développer des résistances génétiques stables pour la plupart de ces maladies. Cependant, des surfaces importantes en milieu tropical sont encore ensemencées avec des variétés locales non améliorées. Ce fait explique l'incidence plus grave des maladies en milieu tropical qu'en milieu tempéré où les variétés améliorées, résistantes aux maladies, sont largement diffusées. Wellmann (1972), Ullstrup (1976, 1977, 1978), Rebfro (1985) et Smith et White (1988) ont préparé des études détaillées sur les maladies du maïs. L'université de l'Illinois et le Département de l'agriculture des Etats-Unis (USDA), Anonyme (1973), ont publié un *Compendium of corn diseases*, compte-rendu illustré des problèmes pathogènes et non pathogènes affectant le maïs. De Leon (1984) a écrit un guide illustré pour l'identification aux champs des maladies importantes du maïs. Il a listé 44 maladies causées par des champignons, trois par des bactéries, neuf par des virus et une par un mycoplasme. Quelques maladies sont universelles et se produisent dans la plupart des environnements où le maïs est cultivé. Elles incluent les brûlures et les rouilles des feuilles, les taches foliaires, les pourritures des tiges et des épis. D'autres maladies, dites régionales, peuvent causer des pertes économiques importantes. Elles comprennent les mildious duveteux d'Asie, qui se rencontrent maintenant dans quelques parties de l'Afrique et en Amérique, la striure du maïs en Afrique subsaharienne, et la maladie du rabougrissement du maïs et des taches de goudron au Mexique, en Amérique Centrale et en Amérique du Sud. Ce chapitre décrit les maladies importantes affectant les cultures de maïs à différents stades du développement de la plante. Les symptômes et l'épidémiologie sont basés sur les descriptions données dans Anonyme (1973) et chez De Leon (1984). Les maladies universelles sont décrites en premier lieu, suivies par les maladies d'importance régionale. La sélection pour la résistance aux diverses maladies est discutée dans le chapitre «Sélection pour la résistance aux maladies».

MALADIES LES PLUS RÉPANDUES

Pourritures des semences et brûlures de plantules

Les semences en cours de germination peuvent être attaquées par des pathogènes transportés par les semences ou se trouvant dans le sol. Ces pathogènes peuvent entraîner la pourriture de la graine avant la germination ou celle des jeunes plantules. Ce problème n'est pas très grave dans la plupart des basses

terres tropicales où la température élevée entraîne une germination du maïs assez rapide. Cependant, les pourritures des semences et les brûlures des plantules peuvent devenir un probléme lorsque la température au moment des semis est basse et/ou les sols sont humides. Ces conditions ne se rencontrent normalement pas lors de la culture de maïs dans les basses terres pendant l'été. Toutefois, pendant l'hiver et dans les régions subtropicales, on peut trouver des pourritures de semences et des brûlures de plantules. Les maïs tendres cultivés dans les hautes terres et les maïs doux, plus sensibles, sont souvent attaqués par la pourriture des semences. Wellman (1972) pense que les agriculteurs tropicaux n'accordent pas suffisamment d'attention á l'incidence des faibles densités de plantes résultant de pourritures de semences et de brûlures de plantules. Le ressemis de la parcelle, ou semis des plantes manquantes, est une pratique normale en pays tropical. Avec l'intensification de l'agriculture tropicale pour devenir plus compétitive, une attention particuliére devra être portée à ces maladies et à leur contrôle.

Les pourritures des semences et les brûlures des plantules sont généralement causées par les espèces du genre *Pythium*, qui sont des saprophytes communs dans les sols tropicaux. Les plantules saines, à croissance rapide, échappent généralement à ce champignon. Le problème peut être facilement résolu en utilisant des semences saines, traitées avec un fongicide (Thiram ou Captan par exemple), semées dans un sol bien préparé, pas trop humide, à une époque où les températures ne sont pas trop basses (supérieures à 10°C). La résistance aux maladies des plantules peut être un caractére génétique intèressant pour les maïs cultivés l'hiver ou en haute altitude. La résistance génétique a été étudiée, elle paraît être complexe et met en cause plusieurs génes. Renfro (1985) a mis en évidence un important effet maternel non cytoplasmique. Le test de germination au froid dans des serviettes enroulées peut être utilisé pour sélectionner la résistance des germplasms aux brûlures des plantules (Poehlman, 1987).

Pourritures des racines

Les pourritures des racines se rencontrent dans des conditions et des environnements semblables à ceux des pourritures des semences et brûlures des plantules. Les pourritures des racines sont généralement causées par des champignons des espèces *Fusarium* et *Pythium*. Les racines deviennent faibles, aqueuses, brunissent et commencent à pourrir. L'alimentation en eau et en éléments nutritifs de la plante est retardée, celle-ci peut souffrir de verse racinaire. La pourriture peut se propager dans les racines principales, la plantule et les tissus coronaires. Deux autres champignons, *Diplodia maydis* et *Gibberella zeae*, peuvent pénétrer dans les plantes par des racines abîmées ou blessées et causer la pourriture des tiges. Krueger (1991) mentionne une corrélation positive entre la pourriture des racines et la pourriture des tiges. La pourriture des racines peut être contrôlée avec les mêmes précautions que celles utilisées pour les pourritures des semences et les brûlures des plantules. Tout dégât causé aux racines pendant les travaux culturaux doit être évité. La résistance génétique existe, dans le cas de *Fusarium* elle serait liée à l'action additive d'un gène avec des effets maternels dominants.

Pourritures des tiges

La pourriture des tiges, problème d'importance mondiale, affecte le maïs dans presque tous les environnements. La maladie apparaît aprés le début de la phase d'élongation de la plante et de l'allongement des entre-nœuds. Les bactéries aussi bien que les champignons peuvent participer à la pourriture des tiges; plusieurs agents pathogènes sont souvent en cause. Les pourritures des tiges peuvent attaquer la plante dans les premiers stades de son développement avant l'apparition de la panicule mâle ou peu après la floraison.

Les pourritures des tiges sont responsables du dessèchement prématuré, de la cassure des tiges et de la mort de la plante. Elles se produisent dans tous les environnements du maïs: froid et chaud, dans les basses terres, altitudes moyennes et hautes terres, et sous les climats secs et humides. Elles sont plus courantes sous les climats chauds (températures supérieures à 30°C), à forte humidité, avec une fertilité élevée du sol, de bonnes conditions de culture et une forte densité des plantes. Ces conditions créent en effet une atmosphère très favorable au développement des bactéries et des champignons.

Les pourritures bactériennes précoces des tiges sont causées par *Erwinia* et *Pseudomonas* spp. Ces bactéries attaquent le maïs en milieu de saison et se diffusent rapidement dans la plante qui meurt soudainement. Les tiges deviennent brun foncé, aqueuses, molles, visqueuses et s'écroulent facilement. La décomposition bactérienne produit une odeur désagréable. Un ou deux gènes dominants avec des effets épistatiques contrôlent la résistance à la pourriture des tiges d'*Erwinia*. Le flétrissement de Stewart est causé par la bactérie *Xanthomonas stewartii*. Le pathogène est transmis par les semences, l'infestation a lieu au cours des stades précoces de développement de la plante. Des lésions ovales aqueuses se développent sur les feuilles où le pathogène entre par les blessures faites par les insectes; les lésions se développent et les feuilles peuvent se nécroser complètement. Le pathogène peut se diffuser dans la tige et causer un flétrissement général de la plante. La plante présente un développement faible, anormal et meurt peu après la sortie de la panicule. L'utilisation de semences saines et de variétés résistantes peu contrôler complètement cette maladie. La résistance est dominante, gouvernée par deux gènes majeurs complémentaires et un gène mineur. Ullstrup (1977) signale que la couleur rouge de la rafle est associée aux gènes de résistance et la couleur blanche à la sensibilité.

La pourriture fongique précoce des tiges est due aux *Pythium* (photo 12). Les symptômes sont semblables à ceux de la pourriture bactérienne précoce. Seul l'entre-nœud juste au-dessus de la surface du sol est attaqué. La tige se tord et normalement la plante tombe, elle reste verte pendant un certain temps car le système vasculaire n'est pas coupé. La plupart des dégâts de pourriture des tiges dus au *Pythium* apparaissent avant ou pendant la sortie de la panicule mâle. La résistance á la pourriture des tiges due au *Pythium* semble être de nature quantitative avec des effets additifs (Diwakar et Payak, 1975). L'utilisation de germplasm résistant associé à une culture propre est la meilleure solution pour le contrôle des pourritures précoces des tiges.

Pourritures des tiges après la floraison

Ces pourritures des tiges apparaissent dans les derniers stades du développement de la plante et peuvent causer de sérieux dégâts depuis la formation du grain jusqu'à sa maturité physiologique. Trois principaux champignons sont responsables de ces pourritures tardives des tiges: les espèces de *Diplodia*, *Fusarium* et *Gibberella*. De plus, il existe trois autres maladies de pourriture des tiges: le flétrissement tardif causé par les espèces de *Cephalosporium*, la nécrose vasculaire causée par *Cephalosporium acremonium* et la pourriture charbonneuse causée par *Macrophomina phaseoli*.

La pourriture des tiges causée par *Diplodia maydis* (photo 13) apparaît généralement quelques semaines aprés la sortie des soies. Les feuilles se flétrissent et deviennent gris vert. Les entre-nœuds les plus bas deviennent de bruns à couleur paille et spongieux. La moelle se désintègre et se décolore et seuls les faisceaux vasculaires restent intacts. Les tiges affaiblies se cassent facilement. Cette

pourriture des tiges apparaît surtout dans les régions froides et humides.

Dans la pourriture des tiges causée par *Gibberella zeae*, les feuilles tournent au gris brun, tandis que les entre-nœuds les plus bas deviennent mous et de couleur bronze à brun. La moelle qui se désagrège est rougeâtre dans les parties affectées.

La pourriture causée par les champignons du genre *Fusarium* comprend plusieurs espèces: *Fusarium moniliforme* (*Gibberella fujikuroi*) et *Fusarium graminearum* (*Gibberella zeae*). La pourriture commence tôt après la pollinisation et affecte les racines, la base de la plante et les entre-nœuds les plus bas. La pourriture empire avec la maturation de la plante. Comme dans le cas des autres pourritures des tiges, on observe la cassure des tiges et une maturation précoce. Les plantes peuvent rester debout même sèches, elles tomberont au moindre choc. Comme dans le cas de la pourriture due à *Gibberella zeae*, la moelle se décompose et les tissus qui l'entourent se décolorent.

Le flétrissement tardif est causé par *Cephalosporium maydis*. Les symptômes de la maladie apparaissent à la floraison. Les feuilles commencent à se flétrir, généralement à partir de leurs pointes, elles deviennent vert terne puis se dessèchent complètement. Les faisceaux vasculaires se décolorent et la partie basale de la tige se dessèche, se contracte et se creuse. D'autres champignons sont souvent impliqués, les symptômes de la pourriture des tiges sont variables. La maladie se développe sous des climats chauds aussi bien dans des sols lourds et secs que dans des sols sablonneux très légers. Le pathogène est transmis par la semence ou par le sol, l'infestation se fait à travers les racines ou le mésocotyle. Cette maladie n'est sérieuse qu'au Moyen-Orient (c'est la maladie du maïs la plus importante en Egypte) et dans le sud de l'Asie. Les variétés locales ont montré une bonne résistance au flétrissement tardif, elles ont été utilisées avec succès pour créer des hybrides résistants et de nouvelles variétés améliorées.

La nécrose vasculaire est une maladie causée par *Cephalosporium acremonium*. Elle est plus répandue que le flétrissement tardif. L'infestation apparaît quand l'épi est bien développé et que les grains sont au stade pâteux ou dur. Les faisceaux vasculaires deviennent noirs, ce noircissement s'étend á plusieurs entre-nœuds. Les plantes ne produisent que des épis nains dont les grains sont petits et ratatinés. Le champignon est transmis par la semence ou par le sol.

La pourriture charbonneuse est causée par *Macrophomina phaseoli*. Le champignon pénètre par les racines au stade plantule et cause parfois la brûlure des plantules. Il se développe surtout dans les couches extérieures de la tige au niveau des entre-nœuds les plus bas. Les symptômes apparaissent lorsque la plante est presque arrivée à maturité. Elle présente un dessèchement précoce. Les tissus de la tige présentent une coloration noire et une décomposition des tissus vasculaires, la tige paraît comme brûlée. La pourriture charbonneuse se produit dans les environnements chauds et secs, particulièrement en présence de stress hydriques et de fortes températures.

Quelques autres champignons qui attaquent les feuilles du maïs peuvent aussi entraîner la pourriture des tiges. C'est le cas de la pourriture des tiges due à l'anthracnose, causée par *Colletotrichum graminicolum*, qui est aussi responsable de l'anthracnose foliaire. En plus des neuf types de pourriture des tiges mentionnés ici, il en existe quelques-autres qui apparaissent parfois sur le maïs en milieu tropical. Seules deux pourritures des tiges, celles causées par *Fusarium* et *Diplodia* (= *Stenocarpella*), ont une importance majeure. Elles entraînent des pertes économiques sur environ un tiers des surfaces de maïs sous les tropiques.

L'utilisation de germplasm résistant est la meilleure prévention contre la pourriture des tiges. De Leon et Pandey (1989) ont fait état

d'amélioration du germplasm tropical par sélection récurrente, pour la résistance á la pourriture des épis et des tiges due au *F. moniliforme*. Une fertilité équilibrée des sols, sans excès d'azote et accompagnée d'une augmentation des doses de potassium aide à son contrôle. Tout stress durant la période de croissance augmente la sensibilité à la pourriture des tiges (Dodd, 1980). Les blessures sur les racines et les tiges facilitent l'entrée du pathogène. Les plantes ayant une écorce épaisse et des tiges solides, restant vertes jusqu'à la récolte, sont apparemment moins sensibles et présentent moins de pertes dues á la pourriture des tiges (Zuber *et al.*, 1981).

Des études génétiques ont montré que de nombreux gènes sont impliqués dans la résistance à la pourriture des tiges, l'hérédité semble être de type quantitatif. La résistance à *Diplodia* fait intervenir des gènes ayant une action additive, dominante et occasionnellement épistatique (Renfro, 1985). Draganic et Boric (1991) ont souligné que la résistance aux pathogènes responsables de pourriture est polygénique. Bien que la sélection pour la résistance soit difficile, il a été possible de créer des hybrides à haut rendement avec une résistance généralement horizontale. Dans le flétrissement tardif, la résistance est partiellement dominante et largement contrôlée par des génes á effet additif, les gènes á action non additive ont en effet une importance mineure (Khan et Paliwal, 1979, 1980). Shehata (1976) signale que les effets de dominance et d'épistasie jouent un rôle majeur dans la réaction á la maladie du flétrissement tardif. El-Itriby *et al.* (1984) notent que trois gènes, au minimum, sont impliqués dans la résistance au flétrissement tardif; l'action de ces génes est de type épistatique. L'hérédité et le type d'action génique pour la résistance à la pourriture charbonneuse et à la nécrose vasculaire sont mal connus.

Maladies foliaires

Les maladies foliaires sont les plus visibles et sont pour cette raison plus alarmantes. La plupart des maladies foliaires progressent à partir des feuilles du bas vers le haut, au fur et à mesure de la translocation du sucre des feuilles vers l'épi. Les maladies d'importance mondiale rencontrées sous tous les tropiques sont les brûlures des feuilles, les tâches foliaires et les rouilles foliaires. Toutes ces maladies détruisent une partie assez importante de la surface foliaire et réduisent ainsi la photosynthèse mais ne menacent généralement pas la vie de la plante. La photosynthèse continue dans les parties des feuilles non affectées par la maladie qui restent vertes. Toutefois, la productivité de la plante est trés réduite. Dans le cas de maïs fourrager, la matiére séche totale est réduite et la qualité du fourrage diminuée. Les maladies foliaires appartiennent toutes à trois classes principales: brûlures des feuilles, taches foliaires et rouilles foliaires.

Brûlure des feuilles

La brûlure septentrionale des feuilles ou helminthosporiose est causée par *Exserohilum turcicum* (syn. *Helminthosporium turcicum*) (photo 15). Cette maladie est commune dans les environnements des maïs subtropicaux d'hiver et des maïs des hautes terres. Elle est particuliérement grave chez les cultivars subtropicaux avec introgression de germplasm tempéré. Elle n'affecte pas les gremplasms tropicaux d'une façon trop sévère. Ses premiers symptômes se manifestent sous la forme de petites taches ovales humides sur les feuilles les plus basses et progresseront vers les feuilles du haut. Ces taches se rejoignent entre elles pour former des lésions nécrotiques allongées en forme de fuseau. En cas de forte infestation, les feuilles peuvent sécher complètement prématurément comme chez les plantes souffrant de la sécheresse. On connaît des races spécifiques d'hôtes et des races physiologiques du champignon; on a trouvé et utilisé des résistances monogéniques et polygéniques pour développer des germplasms résistants (Hooker, 1977; Ullstrup, 1977). Une résistance polygénique stable à la brûlure

foliaire due à *turcicum* a été introduite dans la plupart des germplasms améliorés et paraît être efficace contre toutes les races. Beaucoup de gènes sont impliqués, quelques-uns avec des effets majeurs, d'autres avec des effets mineurs. Les gènes pour la résistance montrent une dominance partielle. Les effets additifs semblent être plus importants que les effets dominants ou épistatiques. La brûlure foliaire due à *turcicum* n'est un problème que pour les germplasms inadaptés, exotiques, et introduits des zones tempérées.

La brûlure méridionale des feuilles est causée par *Bipolaris maydis* (syn. *Helminthosporium maydis*) (photo 16). Elle attaque le maïs, le téosinte et le sorgho. Répandue dans les environnements chauds et humides, elle affecte la culture principale de maïs durant l'été dans les basses terres tropicales ainsi que dans les hautes terres. Elle attaque aussi les maïs d'hiver, tard dans la saison, quand la température commence à remonter. Les deux brûlures des feuilles, *turcicum* et *maydis*, peuvent se trouver sur un maïs à différentes époques de la même saison de culture. Trois races de la brûlure des feuilles due à *B. maydis* sont responsables de dégâts sur les cultures de maïs. L'une d'elles est la race "O", la plus répandue sous les tropiques. Ses lésions sont petites, initialement en forme de diamant. Elles s'allongent mais leur développement est limité par les nervures de la feuille et les lésions restent petites et oblongues. Plus tard, ces lésions peuvent se rejoindrent pour former de larges plaques sèches et brûlées sur les feuilles. Les lésions de la race O ne se trouvent que sur les feuilles. La race "T" (photo 17) est associée à un cytoplasme impliqué dans la stérilité mâle cytoplasmique Tcm (stérilité mâle cytoplasmique Texas). Les lésions sont plus grandes, en forme de fuseaux ou elliptiques avec des halos jaune-vert ou chlorotiques. La troisième race est la race "C" qui a été identifiée en Chine en 1987. Elle est étroitement apparentée avec la race T. En plus des feuilles, les lésions des races T et C apparaissent aussi sur les gaines foliaires, les spathes parfois sur les tiges et les rafles. Sur une plante ayant un cytoplasme normal, il est difficile de distinguer les races O, T et C à partir des symptômes sur les feuilles. La race T est particulièrement virulente sur les maïs avec cytoplasme mâle stérile Texas, chez lesquels elle attaque les feuilles, les tiges et les épis. La race T est devenue un sujet d'inquiétude mondiale en 1970 quand l'épidémie de brûlure due à *B. maydis* dévasta les cultures de maïs avec le cytoplasme de type Texas aux Etats-Unis. Mercado et Lantican (1961) avaient mentionné précédemment l'extrême sensibilité du maïs mâle stérile avec cytoplasme Texas cultivé aux Philippines.

La résistance à la brûlure due à *B. maydis* est contrôlée par le cytoplasme ainsi que par des gènes du noyau; son hérédité est à la fois monogénique et polygénique. L'utilisation de germplasms et de cytoplasmes résistants a considérablement réduit l'étendue des dégâts causés précédemment par cette maladie. Les deux résistances, monogéniques et polygéniques, ont été utilisées pour le développement de germplasms résistants. La résistance polygénique est contrôlée par un nombre restreint de gènes avec effets additifs et dominants (Ullstrup, 1977, 1978). Le système de résistance polygénique réduit à la fois la taille et le nombre des lésions. Dans le cas du système monogénique avec le gène rhm à l'état homozygote, les lésions sont petites et chlorotiques et la sporulation réduite; il est efficace jusqu'à la floraison du maïs (Thompson et Bergquist, 1984). Hooker, (1978) a décrit les sources de cytoplasmes et les gènes qui contrôlent la résistance à la race T.

La brûlure jaune des feuilles est causée par *Phyllosticta maydis*. Elle se produit dans des environnements frais et humides. Le champignon montre une agressivité différente pour les cytoplasmes N et T, il affecte particulièrement les maïs avec cytoplasme T. On le rencontre à tous les stades du

développement de la plante, depuis le stade plantule jusqu'à la maturité. Des lésions de couleur jaune, crème ou bronze apparaissent sur la surface inférieure des feuilles. Des lésions peuvent ensuite apparaître sur les gaines foliaires, les spathes et la surface supérieure des feuilles. Les symptômes sur la plante ressemblent à une déficience en azote. L'utilisation de germplasm résistant assure le meilleur contrôle de cette maladie. Avec l'abandon du cytoplasme T, cette maladie est maintenant peu importante (Smith et White, 1988). Les rotations et le maintien de cultures propres peuvent minimiser les infestations précoces.

La maladie des taches zonées de la feuille et de la gaine est causée par *Hypochnus sasakii* (*Corticium sasakii = Rizoctonia solani*). Elle produit de larges surfaces décolorées sur les feuilles, séparées par des bandes concentriques foncées. Les symptômes peuvent se rencontrer sur les feuilles et sur les spathes. La maladie entraîne une pourriture brune des épis avec des moisissures brunes cotonneuses. Cette maladie cause des pertes économiques dans certaines parties de l'Asie.

Taches foliaires

Les taches foliaires de l'helminthosporiose sont causées par *Helminthosporium carbonum* appelé aussi *Bipolaris zeicola*. Cette maladie se rencontre dans les régions fraîches; peu importante sous les tropiques, elle est courante dans les régions tempérées. On a identifié trois races de ce champignon. La résistance génétique est bien connue. Elle est contrôlée par deux gènes récessifs pour la race 1. Des gènes multiples avec effets additifs sont impliqués dans la résistance à la race 3 (Halseth, Pardee et Viands, 1991). L'utilisation de germplasms résistants associée à des rotations culturales avec travail du sol classique permettent de contrôler facilement cette maladie (Smith et White, 1988).

Les taches foliaires sont causées par *Curvularia lunata* et *C. Pallescens* (photo 18). Les feuilles présentent de petites taches nécrotiques ou chlorotiques circulaires à ovales, avec un halo clair et des bordures brun rougeâtre à brun foncé. Cette maladie est courante dans les environnements chauds et humides. Les pertes économiques qu'elle cause ne sont pas très importantes. Il existe pour cette maladie une résistance polygénique avec des effets à la fois additifs et épistatiques.

L'anthracnose de la feuille est causée par *Colletotrichum graminicolum*. Elle présente deux phases: brûlure des feuilles (peu grave) et pourriture des tiges. Cette maladie n'est pas très importante sous les tropiques. Les spores pathogènes entrent d'abord dans les feuilles où elles entraînent l'apparition de taches foliaires. De petites taches rondes à irrégulières imbibées d'eau, semi-transparentes, apparaissent tôt dans la saison. Plus tard elles grossissent, s'unissent et deviennent brunes avec des bordures brun rougeâtre. Le champignon peut causer la brûlure des plantules et la pourriture des tiges. On a signalé une résistance polygénique avec des gènes à effets additifs et quelques dominances partielles (Carson et Hooker, 1981).

La maladie des taches brunes est causée par *Physoderma maydis* (photo 19) et se rencontre dans les environnements chauds et humides des tropiques. Elle affecte le maïs et le téosinte. Les symptômes apparaissent d'abord sur les feuilles, sous la forme de petites taches jaunes chlorotiques. Des lésions se développent sous la forme de petites taches brunes sur la nervure centrale, les gaines foliaires, la tige et quelquefois les spathes. On connaît une résistance génétique qui fait intervenir au moins quatre gènes ayant des effets additifs. On a aussi trouvé des gènes avec des effets dominants et épistatiques. Lal et Chakravarti (1977) recommandent, en cas d'infestation, d'utiliser des fongicides systémiques pour le contrôle de cette maladie.

Les taches foliaires ou kabatiellose (appelées taches brunes au Japon) sont dues à *Kabatiella zeae* (photo 20). Elles se rencontrent dans les

environnements froids et humides et attaquent également plusieurs espèces de téosinte. Les symptômes se présentent d'abord sous la forme de lésions translucides et circulaires. Elles deviennent humides, se transforment avec l'apparition d'un point central de couleur crème à bronze entouré par un anneau brun ou pourpre et par un halo jaune étroit, qui donnent aux taches l'aspect d'un œil. Les symptômes de cette maladie sont semblables à ceux des taches foliaires de *Curvularia* ou à des taches physiologiques et génétiques non pathogènes que l'on trouve sur les plantes de maïs dans certains environnements tropicaux. La résistance génétique est partiellement dominante, elle est contrôlée par un nombre restreint de gènes (Reifschneider et Arny, 1983). L'utilisation de variétés résistantes, la rotation des cultures et le maintien de cultures propres permettent de contrôler assez efficacement cette maladie.

La maladie des taches foliaires dues à *Phaeosphaeria maydis* (photo 21) n'est pas très répandue. On la rencontre dans les régions fraîches et à forte pluviométrie d'Asie du Sud, Mexico et certains pays d'Amérique du Sud. Au départ, la maladie se manifeste par des lésions vert pâle ou chlorotiques qui se décolorent par la suite, sèchent et s'entourent de marges brunâtres. Les taches allongées envahissent toute la feuille. Le champignon survit dans les parties malades de la plante. Dans des conditions favorables, les spores germeront et infesteront les feuilles des plantes voisines. La rotation des cultures peut réduire l'incidence de cette maladie.

La maladie des taches grises de la feuille due à *Cercospora zeae-maydis* se rencontre dans les environnements frais et humides. L'incidence de cette maladie augmente lorsque le maïs est cultivé en continu sans rotation, avec un travail du sol réduit (Latterell et Rossi, 1983; Donahue, Stromberg et Myers, 1991). La maladie produit des bandes brun pâle, qui sont délimitées par les veines de la feuille, ou des taches grises à bronze ou jaunes à pourpres sur les feuilles de la plante mûre. La maladie se rencontre sous les tropiques mais elle n'a pas d'incidence économique significative. On a identifié une résistance génétique gouvernée par des effets additifs (Bergquist, 1985; Donahue, Stromberg et Myers, 1991; Bubeck et al., 1993). L'utilisation de germplasm résistant, les rotations culturales et le travail conventionnel du sol, sont recommandés pour minimiser l'incidence de cette maladie.

Les taches zonées des feuilles sont dues à *Gloeocercospora sorghi*. Cette maladie est plus courante chez le sorgho; toutefois, dans les environnements chauds et secs, elle s'attaque aussi au maïs. Au départ, les lésions sont brun rougeâtre et humides, puis elles s'élargissent et produisent de larges anneaux concentriques nécrotiques caractéristiques. Les plus grandes taches peuvent atteindre 5 cm de diamètre sur les feuilles matures.

Les taches foliaires dues à *Leptosphaeria michora* se rencontrent dans les régions humides des hautes terres. La maladie entraîne l'apparition de petites lésions concentriques qui grandissent et couvrent la feuille. Ces lésions ne se rencontrent normalement que sur les feuilles de la base, elles apparaissent à la floraison.

Les taches foliaires causées par *Septoria maydis* se développent dans les environnements frais et humides. Les feuilles des plantes infectées présentent d'abord des petites taches vert clair à jaunes. Elles grandissent et se rejoignent pour former des taches nécrotiques.

Les cinq dernières maladies des taches foliaires se rencontrent occasionnellement et pour l'instant ne cause pas de dégâts significatifs sous les tropiques. Néanmoins, chacune peut prendre de l'importance si une large proportion de plantes est affectée dans une culture.

Rouille des feuilles

Trois types de rouilles attaquant le maïs ont une importante économique majeure. Ce sont: la rouille commune, la rouille méridionale

(américaine) et la rouille tropicale. La rouille commune se rencontre surtout dans les environnements frais d'altitude. La rouille méridionale est la maladie des basses terres et environnements chauds. Ces deux rouilles présentent parfois une distribution saisonnière. La rouille commune se développe tôt dans la saison tandis que la rouille méridionale apparaît plus tard, quand l'intensité des pluies diminue et qu'elles sont sur le point de s'arrêter. La rouille tropicale a une distribution plus irrégulière. Les variétés locales de maïs des régions où ces rouilles sont endémiques, ont développé un bon niveau de tolérance à cette maladie. Les germplasms exotiques, introduits, sont plus sévèrement attaqués par ces rouilles.

La rouille commune, très répandue, est causée par *Puccinia sorghi* (photo 22). Elle attaque le maïs et le téosinte. Son hôte alternatif est l'*Oxalis* (photo 23). Sur les variétés sensibles, les symptômes sont visibles à la sortie de la panicule sous la forme de petites pustules poudreuses brunes qui apparaissent sur les deux cotés de la feuille. Les pustules deviennent brun-noir lorsque la plante mûrit. Les températures fraîches et les fortes humidités favorisent son développement et sa diffusion. Plusieurs races physiologiques de *P. sorghi* ont été identifiées et séparées pour leur réaction à différentes lignées de maïs. On a trouvé des résistances spécifiques aux races pathogènes; ces résistances sont contrôlées par cinq gènes différents, localisés sur trois chromosomes (Saxena et Hooker, 1974) et limitent le développement des pustules. On connaît aussi une résistance générale entraînant une réduction du nombre et de la dimension des pustules et réduisant la nécrose des feuilles. Plusieurs gènes sont responsables de la résistance générale qui présente une forte héritabilité (Kim et Brewbaker, 1977). Il existe des variétés avec une résistance polygénique stable à la rouille commune. Leurs utilisations et le contrôle de l'*Oxalis* peuvent permettre de contrôler la rouille commune.

La rouille méridionale est causée par *Puccinia polysora* (photo 24). Elle attaque le maïs, le téosinte et *Tripsacum*, elle se rencontre surtout dans les environnements chauds et humides. On l'a d'abord appelée rouille américaine du maïs car elle avait été rencontrée uniquement sur le continent américain. A la fin des années 40, elle a été introduite en Afrique (Wellmann, 1972; Renfro, 1985) puis dans les régions tropicales d'Asie et les îles du Pacifique. Ses symptômes sont semblables à ceux de la rouille commune décrits précédemment. Les pustules sont plus petites, de couleur plus claire et sont dispersées sur les deux surfaces des feuilles. Elles deviennent brun sombre lorsque la plante atteint la maturité. Plus tard, les feuilles se chlorosent et sèchent. La rouille méridionale n'a pas d'hôte alternatif comme c'est le cas pour la rouille commune avec l'*Oxalis*. On a identifié plusieurs races physiologiques de cette rouille ainsi que des résistances à ces diverses races. Il existe onze locus impliqués dans la résistance (Scott, King et Armour, 1984). La résistance générale existe probablement et pourrait être utilisée (Smith et White, 1988). Lu *et al.* (1990) ont indiqué qu'en Chine la résistance à la rouille commune était corrélée d'une manière significative avec la résistance à la rouille septentrionale.

La rouille tropicale est causée par *Physopella zeae*. Elle est limitée aux environnements tropicaux chauds et humides du Mexique, de l'Amérique Centrale, de l'Amérique du Sud et des Caraïbes. Des pustules de couleur crème à jaune pâle, munies d'une petite ouverture, se développent sous l'épiderme. Plus tard, les pustules deviennent des taches circulaires ou oblongues, de couleur pourpre, le centre restant de couleur crème. Cette rouille n'a pas d'hôte alternatif. L'utilisation de germplasm résistant est recommandée. Wellmann (1972) suggère que, parallèlement à la sélection pour la résistance à une rouille spécifique, l'on conduise une sélection pour une résistance ou tolérance

générale aux trois rouilles et à leurs différentes races. Cette pratique pourrait apporter une meilleure solution au problème des rouilles du maïs.

Maladies de l'inflorescence

Les cinq maladies qui affectent les différentes parties de l'inflorescence (fleurs, jeunes ovaires et grains) sont: le flétrissement jaune du riz (*Sclerosphthora macrospora*), maladie régionale qui affecte la panicule et la plante; le charbon de l'inflorescence, qui affecte la panicule et l'épi; le faux charbon de l'inflorescence qui ne s'attaque qu'à la panicule; la rouille commune qui affecte surtout l'épi; et l'ergot. Le flétrissement jaune du riz sera discuté dans la section «Maladies régionales».

Le charbon de l'inflorescence causé par *Sphacelotheca reiliana* est une maladie des environnements chauds et secs. L'infestation est systémique, le champignon pénètre les plantules et se développe dans la plante sans montrer aucun symptôme jusqu'à la floraison. La panicule présente des malformations et des développements excessifs. L'infestation de la panicule peut être limitée à quelques épillets qui présenteront des excroissances végétatives. Dans d'autres cas, la panicule entière peut se transformer en une étrange structure feuillue. Les épis des plantes infestées sont normalement charbonneux et remplacés par une masse noire de spores. Le téosinte et les hybrides téosinte x maïs sont aussi sensibles à cette maladie. La résistance génétique a été identifiée et il existe une grande variabilité dans la réaction à ce champignon (Frederiksen, 1977). Dans une étude récente, Bernardo, Bourrier et Oliver (1992) ont montré que les effets additifs sont très importants dans le déterminisme de la résistance; les effets de dominance et d'épistasie ont quant à eux un rôle mineur. On a créé des germplasms résistants dont l'utilisation est le meilleur contrôle du charbon de l'inflorescence.

Le faux charbon de l'inflorescence causé par *Ustilaginoidea virens* se rencontre dans les environnements chauds d'une grande partie du monde. Il n'a généralement pas d'incidence économique sérieuse excepté dans quelques lieux isolés. Le faux charbon infeste seulement quelques épillets mâles de la panicule et développe des galles en forme d'ergot qui produisent des masses de spores vert foncé. Le faux charbon ne réduit pas le rendement et n'a donc aucune incidence économique.

Le charbon commun causé par *Ustilago maydis* (= *U. zeae*) se rencontre dans les régions modérément sèches à humides du monde entier. Cette maladie peu grave peut affecter n'importe quelle partie aérienne de la plante. Les dégâts les plus importants se produisent quand les méristèmes des plantules sont infestés. Les symptômes typiques se manifestent sous la forme de galles qui apparaissent sur les tiges et les feuilles. En cas d'attaque précoce, la maladie peut arrêter le développement de la plante et même entraîner sa mort. Le champignon pénètre dans les épis par les soies entraînant la formation de galles blanches apparentes à la place des grains. A la rupture des galles, une masse noire de spores est libérée, elles infesteront les cultures voisines. Il existe plusieurs races; une résistance générale est nécessaire contre cette maladie qui attaque presque toutes les parties de la plante. Une résistance génétique polygénique quantitative mettant en jeu des gènes à actions additives et non additives est disponible (Bojanowski, 1969). Les précautions qui permettent de contrôler cette maladie sont: l'utilisation de variétés résistantes, la destruction des galles par le feu et l'absence de blessures mécaniques sur la culture.

L'ergot du maïs, ou dent de cheval, est causé par *Claviceps gigantea*. Cette maladie est limitée aux zones humides des vallées d'altitude du Mexique Central. Des sclérotes creux et poisseux, de couleur blanche à crème, remplacent les grains sur l'épi. Un à plusieurs sclérotes peuvent se développer sur l'épi et produire des alcaloïdes toxiques.

Pourriture de l'épi

Plusieurs champignons (et quelques bactéries) infestent les épis et provoquent leur pourriture. La plupart des pathogénes entraînant la pourriture des tiges sont aussi responsables de celle des épis. Quelques pourritures des épis sont très répandues, la plupart causent des dégâts importants entre la sortie des soies et la récolte, dans les régions humides à forte pluviométrie. Ces dégâts sont accentués par l'utilisation de variétés à spathes lâches, par les dégâts d'oiseaux sur les spathes ou par les dégâts des insectes du grain stocké, sur les épis et les grains aux champs. La pourriture des épis et des grains réduit les rendements d'une façon significative dans les régions à forte pluviométrie (vers la fin de la saison des pluies) et dans les hautes terres. De plus, la qualité des grains et des semences est sévérement diminuée. La production de semences de qualité est difficile dans les régions qui connaissent des attaques sévères de cette maladie. Le développement de germplasm ayant un haut niveau de résistance à la pourriture des épis et des grains, il reste une priorité pour plusieurs environnements tropicaux producteurs de maïs. Les principales pourritures de l'épi et leurs symptômes sont décrits ci-après.

La pourriture causée par les champignons *Diplodia maydis* et *D. macrospora* (photo 25, photo 26): les spathes des épis infestés sont décolorées et de couleur paille. Si l'infestation est précoce, toutes les spathes de la couverture deviennent brun grisâtre et se dessèchent, alors que la plante est entièrement verte. A l'ouverture des spathes, l'épi apparaît paillé et décoloré; une moisissure blanche, cotonneuse, se développe sur l'épi et entre les grains dont la pointe est décolorée. Les épis infestés tardivement peuvent ne pas présenter ces symptômes extrêmes. Ils sont très légers et se courbent au lieu de se casser net. Dans les environnements où la pluviométrie est forte entre la sortie des soies et la récolte, les problèmes de pourriture de l'épi peuvent être évités en récoltant les épis pour la consommation en vert. Dans certaines régions, les agriculteurs évitent l'accumulation de l'eau à l'intérieur des spathes en pliant la tige à l'entre-nœud, juste sous l'épi. L'utilisation de germplasm avec des spaths serrées et une maturité appropriée peuvent minimiser les pertes dues à la pourriture de l'épi. Il existe des variétés ayant un bon niveau de tolérance à cette maladie.

La pourriture causée par *Fusarium moniliforme* et sa variété apparentée *subglutinans*: le pathogène pénètre par les soies, normalement au niveau du sommet de l'épi. L'infestation reste limitée à quelques grains ou à de petites sections de l'épi. Une moisissure poudreuse ou cotonneuse de couleur rose blanchâtre se développe sur les grains. Les foreurs du maïs et les vers contribuent au développement du pathogène sur les grains et on peut voir la moisissure se développer le long des tunnels faits par ces insectes. Les grains infestés tardivement dans la saison ne montrent pas de moisissures et peuvent présenter seulement des stries sur le péricarpe. Cette pourriture est très répandue en milieu tropical. On peut même rencontrer quelques grains infestés par le *Fusarium* dans des lots d'épis de maïs très sains. Le contrôle des foreurs et des vers - évitant ainsi les dégâts sur les épis – et l'utilisation de variétés résistantes sont des mesures de prévention utiles. Le germplasm tropical présente une grande variabilité pour la sensibilité et la résistance. Le maïs opaque-2 et les autres types de maïs á amidon tendre sont plus sensibles à la pourriture de l'épi que le maïs normal. La sélection et le développement de germplasms ayant un haut degré de tolérance à la pourriture due au *Fusarium* est possible (De Leon et Pandey, 1989).

La pourriture de l'épi causée par le champignon *Gibberella zeae* (photo 27) se produit après la sortie des soies, dans les environnements à forte pluviométrie. Les épis attaqués deviennent rougeâtres en raison de la couleur des moisissures qui se développent sur

les grains infestés. L'infestation commence par le sommet de l'épi et se poursuit vers le bas. A la différence de la pourriture de l'épi et des grains due au *Fusarium*, où seuls quelques grains dispersés sont infestés, la pourriture de l'épi par *Gibberella* produit de larges sections infestées et pourries. En cas d'infestation précoce, l'épi entier peut se couvrir d'une moisissure rosâtre ou rougeâtre qui se développe entre les spathes et l'épi. Assez souvent, les grains infestés et moisis commencent à germer sur l'épi. Le champignon produit plusieurs mycotoxines. Il existe une variabilité pour la résistance à ce champignon, qui a été utilisée pour développer des germplasms tropicaux avec un certain niveau de résistance (Gendloff *et al.*, 1986; Hart, Gendloff et Rossman, 1984).

La pourriture grise de l'épi est causée par *Physalospora zeae*. Elle se produit lorsque des conditions humides persistent pendant plusieurs semaines après la sortie des soies. Les symptômes au stade précoce sont semblables à ceux de la pourriture due à *Diplodia*. Une moisissure blanc grisâtre se développe sur et entre les grains. Les spathes se décolorent et sont étroitement collées les unes aux autres. A maturité, les épis malades sont de couleur gris ardoise à noir (au lieu de brun grisâtre comme dans le cas de la pourriture due à *Diplodia*), ils restent droit. Un temps chaud et humide pendant plusieurs semaines après la floraison favorise le développement de la pourriture grise. Les mesures de contrôle sont les mêmes que pour la pourriture due à *Diplodia*.

La pourriture de l'épi causée par le champignon *Penicillium oxalicum* est la plus commune des espèces du genre *Penicillium*. Cette maladie se développe sur des épis qui ont été blessés mécaniquement ou par des insectes. Son symptôme caractéristique est le développement d'une moisissure poudreuse verte ou bleu vert sur et entre les grains, à partir du sommet de l'épi. La moisissure apparaît aussi sur la surface de la rafle.

La pourriture de l'épi par Aspergillus est due à plusieurs espèces d'*Aspergillus* (photo 28). Les pourritures causées par *Aspergillus flavus* sont les plus sérieuses car impliquées dans la production d'au moins deux mycotoxines (appelées aflatoxines) du maïs. Le champignon *Aspergillus niger* est le plus répandu; il produit une masse poudreuse de spores blanches. D'autres espèces produisent des moisissures jaune verdâtre ou bronze qui se développent sur et entre les grains. Normalement, les grains du sommet de l'épi sont infestés les premiers. Les attaques des différentes espèces d'*Aspergillus* peuvent être aggravées par les attaques aux champs de charançons de stockage des grains. Quelques autres facteurs comme les températures élevées, et l'humidité avant récolte, favorisent l'augmentation de la fréquence des infestations par *Aspergillus* (Widstrom, McWilliams et Wilson, 1984). En raison de leurs effets cancérigènes et autres, les aflatoxines sont extrêmement toxiques pour l'homme et les animaux. Les facteurs suivants augmentent les risques de production d'aflatoxine et d'autres mycotoxines: humidité élevée à la récolte et grains insuffisamment séchés (15 à 18 pour cent d'humidité) stockés dans un milieu chaud et humide. La résistance génétique à *Aspergillus* existe (Wallin, Widstrom et Fortnum, 1991). Barry, Widstrom et Darrah (1992) indiquent que deux variétés (Mo20W x Téosinte et Ibadan B) produisent moins d'aflatoxine en pré-récolte des grains. Gorman, Kang et Cleveland (1992) concluent d'une importante étude que le germplasm soumis à un environnement sec présente les concentrations les plus élevées de quatre aflatoxines, B-1, B-2, G-1 et G-2. Dans cette étude, les corrélations génétiques additives, basées sur les effets d'aptitude générale à la combinaison (AGC) entre les quatre aflatoxines, étaient significatives, indiquant qu'une amélioration de la résistance à une aflatoxine peut généralement conduire à la résistance aux autres aflatoxines. L'incidence de l'aflatoxine peut être réduite par l'utilisation

de germplasm résistant, par des techniques culturales appropriées et par de bonnes conditions de stockage (Zuber, Lillehoj et Renfro, 1987).

La pourriture de l'épi et de la rafle est causée par *Nigrospora oryzae*. La plante ne montre aucun symptôme jusqu'à ce que les épis aient été récoltés. Ceux-ci sont très légers et pailleux, leur partie basale est décomposée. Si l'on presse l'épi, les grains pénètrent à l'intérieur de la rafle. Les maïs cultivés dans des sols peu fertiles et les plantes affaiblies par des maladies ou blessures sont plus sensibles à ce champignon. Cette maladie est assez répandue mais cause rarement des dégâts économiques importants.

La pourriture des grains et des épis peut aussi être causée par le champignon *Cladosporium herbarum*, qui attaque les grains près de la base de l'épi, surtout si le sommet du grain a été blessé. Les symptômes caractéristiques sont des grains marbrés ou striés de couleur sombre ou noir verdâtre, dispersés sur l'épi. Après la récolte les grains infestés pourriront en cours de stockage. Cette maladie ne cause pas de dommages économiques.

La pourriture de l'épi causée par le champignon *Rhizoctonia zeae* se produit lors de la persistance d'un temps chaud et humide pendant de longues périodes. Le champignon produit des moisissures de couleur rose saumon qui se développent sur l'épi. A maturité, les épis infestés, de couleur gris terne, présentent de nombreux sclérotes blancs, saumon ou brun noir qui se développent à l'extérieur des spathes.

Moisissures du stockage

Quelques espèces de champignons, en particulier *Penicillium oxalicum*, *Aspergillus flavus* et *A. niger*, responsables de pourritures du grain aux champs, peuvent aussi occasionner des dégâts en cours de stockage. Aux champs, ces champignons causent des dégâts lorsque l'humidité du grain est supérieure à 18 pour cent. Pendant le stockage, le champignon endommage le grain quand l'humidité se situe entre 14 et 18 pour cent (Smith et White 1988). Les dégâts causés par les champignons de stockage sont aggravés lorsque le maïs est récolté humide à la moissonneuse batteuse et n'est pas séché correctement avant stockage ou transport. Sous les tropiques, le maïs est généralement récolté en épis et séché avant égrenage. L'humidité du grain est alors normalement en dessous de 14 pour cent. Ce sujet est abordé dans le chapitre «Contrôle après récolte»

MALADIES RÉGIONALES

Ces maladies limitées à des régions spécifiques, peuvent avoir des incidences économiques importantes dans les régions où elles se produisent. Certaines sont fongiques (les mildious duveteux et la tache goudronneuse), d'autre virales (la striure ou maladie des bandes) ou causée par un *spiroplasma* (rabougrissement du maïs).

Le mildiou duveteux a été pour la première fois mentionné aux Philippines; c'est encore une maladie importante de l'Asie du Sud et du Sud-Est. C'est une des rares maladies du maïs originaire de l'ancien monde. On la trouve aujourd'hui dans de nombreux environnements tropicaux (Mexique, Amérique du Sud, Afrique de l'Ouest et aussi Egypte). Les mildious duveteux sont causés par des champignons appartenant à trois genres et neuf espèces: les espèces de *Peronosclerospora*, syn. *Sclerospora*, et les espèces apparentées au champignon *Sclerophthora*. Seules quatre espèces parmi les neuf sont importantes pour le maïs. Les mildious duveteux asiatiques les plus communs sont: le mildiou des Philippines causé par *Peronosclerospora philippinensis*, le mildiou du sorgho causé par *P. sorghi* et le mildiou de la canne à sucre causé par *P. sacchari*. Un quatrième type est appelé mildiou à strie brune, il est causé par *Sclerophthora rayssiae* var. *zeae*. Les autres mildious duveteux de moindre importance sont: le mildiou de Java causé par *Peronosclerospora maydis*; le mildiou à feuilles déchirées causé par

Peronosclerospora miscanthi; le mildiou spontané causé par *Peronosclerospora spontana*, le flétrissement jaune du riz causé par *Sclerophthora macrospora*, et le mildiou de l'épi vert causé par *Sclerospora graminicola*. Renfro et Bhat (1981) ont dressé la liste de plusieurs hôtes alternatifs hébergeant un certain nombre de mildious duveteux et leur rôle dans la propagation de la maladie. Williams (1984) a préparé une revue détaillée des mildious duveteux des céréales tropicales. Récemment encore, les mildious duveteux étaient des maladies redoutées et causaient de gros dégâts aux cultures de maïs. Frederiksen et Renfro (1977) ont étudié la systématique et la classification de ces mildious. Ils ont décrit leurs épidémiologies et leurs symptômes. Ces maladies sont systémiques. Une oospore est généralement à l'origine de l'infestation, puis le champignon se développe en même temps que la plante. Le premier symptôme est un affaiblissement de la plante, le feuillage est clair (photo 29), puis un duvet blanc, facilement observable le matin, apparaît sur la surface des feuilles (photo 30). La plante se rabougrit et les feuilles montrent des bandes blanches (photo 31, photo 32). L'épi est remplacé par une structure foliacée ou par des rudiments d'épis, stériles à plus de 95 pour cent (photo 33). Les quelques épis normaux ont peu de grains, dispersés. Ces grains peuvent être infestés intérieurement par le mycélium du champignon qui a une survie de courte durée. La transmission du mildiou duveteux par les semences n'a pas été clairement démontrée comme c'est le cas chez le sorgho et le petit mil.

La génétique de la résistance aux divers mildious duveteux a fait l'objet d'importants travaux. On a identifié des sources de résistance dans des variétés locales et dans des germplasms améliorés pour leurs caractères agronomiques. Renfro (1985) a préparé un bref résumé du travail sur la résistance génétique aux diverses espèces de mildiou duveteux. On a trouvé des résistances polygéniques pour toutes les espèces à l'exception du mildiou de la canne à sucre pour lequel seule une résistance monogénique a été trouvée à Taiwan, province de Chine (Chang, 1972). Kaneko et Aday (1980) conclurent, à partir d'une série d'études, que la résistance à *P. philippinensis* est contrôlée par un système polygénique. De Leon *et al.*(1993) confirmèrent, à partir d'études en infestation artificielle, que la résistance est effectivement polygénique, qu'elle est principalement due à des effets additifs. La sensibilité est largement contrôlée par des effets dominants et épistatiques. L'hérédité quantitative montre un important effet de seuil pour les changements dans la sévérité de la maladie. La résistance est dominante lorsque la pression de la maladie est faible. En cas de pression modérée, elle est partiellement dominante tandis que la sensibilité devient dominante dans le cas d'une forte infestation. Les variétés les plus résistantes présentent, dans les cas de forte infestation, une résistance d'environ 80 pour cent; il n'existe pour l'instant aucune variété totalement résistante. Chez le sorgho, Singburaudom et Renfro (1982) ont mentionné que la résistance au mildiou duveteux était contrôlée par un système polygénique avec une variance génétique à la fois dominante et additive. La résistance au mildiou à strie brune est aussi contrôlée par un système polygénique avec des effets additifs importants et une composante à dominance partielle (Renfro, 1985).

On a créé des variétés et des hybrides résistants à tous les types de mildiou duveteux. La résistance au mildiou duveteux développée en Asie contre les mildious des Philippines et de la canne à sucre est efficace contre le mildiou du sorgho. Les traitements des semences (Frederiksen et Odvody, 1979), les rotations des cultures et l'absence d'autres cultures hôtes (Siradhana, *et al.*, 1978) sont très efficaces pour lutter contre les mildious duveteux. Dans les cas de fortes infestations, les variétés et les hybrides ne sont pas complètement résistants, aussi est-il

recommandé d'associer l'utilisation de germplasms résistants à des pratiques culturales appropriées, dans le but de limiter la pression de la maladie au minimum.

Le flétrissement jaune du riz est causé par *Sclerophthora macrospora.* Cette maladie très épandue ne cause de dommages économiques que dans le cas de sévères infestations très localisées. Elle affecte le maïs, le téosinte et les hybrides de maïs x téosinte; on la trouve aussi sur 140 espèces de graminées. La maladie se manifeste par un tallage excessif de la plante infestée et un enroulement des nouvelles feuilles. La panicule présente le symptôme le plus visible: elle devient excessivement branchue et présente une croissance végétative active. Le pathogène est transporté par la semence mais il ne survit pas au séchage et au stockage (Smith et White, 1988). L'eau stagnante favorise le flétrissement jaune du riz, aussi un bon drainage est-il une mesure efficace de contrôle de la maladie. Il existe une résistance génétique à ce champignon.

La maladie des taches de goudron est causée par *Phyllachora maydis* (photo 34); elle est associée aux champignons *Monographella maydis et Coniothyrium phyllachorae.* On la rencontre dans les régions de moyenne altitude du Mexique ainsi que dans les basses-terres fraîches du Mexique et d'autres pays d'Amérique Centrale. Les symptômes apparaissent sous la forme de très petites taches noires sur la surface supérieure des feuilles de la base, qui vont progresser vers le haut de la plante. On ne connaît son épidémiologie que depuis peu de temps (Dittrich, Hock et Kranw, 1991; Hock *et al.*, 1992). La maladie peut être contrôlée par des pulvérisations foliaires de fongicides au moment de l'apparition des premières taches. Une résistance génétique à cette maladie existe, elle a permis la création de germplasms résistants (Gonzalez *et al.*, 1992; Vassal, Gonzalez et Srinivasan, 1992).

La maladie du rabougrissement du maïs se rencontre dans le sud des Etats-Unis, au Mexique et en Amérique Centrale (photo 35, photo 36). Elle est due à *Spiroplasma kunkelii*, transmis par des espèces de cicadelles du genre *Dalbulus.* Elle attaque aussi diverses espèces de téosinte. L'infestation a lieu à un stade très précoce du développement de la plantule. Le premier symptôme visible est la chlorose du pourtour des feuilles verticillées. Les feuilles de la base, les plus vieilles, rougissent comme des plantes souffrant d'une déficience en phosphore par temps froid. Les nouvelles feuilles présentent des taches chlorotiques qui se transforment en bandes chlorotiques s'étendant jusqu'au sommet de celles-ci. Les plantes sont rabougries et produisent plusieurs petits épis à l'aisselle des feuilles au lieu d'un seul épi bien développé. On a trouvé une résistance génétique qui a permis de créer des variétés résistantes et de limiter ainsi les dégâts causés précédemment par le rabougrissement du maïs (De Leon, 1983).

La striure du maïs est une maladie importante en Afrique sub-saharienne où elle est jusqu'à présent confinée (photo 37, photo 38). Elle est causée par un virus transmis par des espèces du genre *Cicadulina.* La maladie est responsable de dégâts économiques importants dans les environnements tropicaux des basses terres et de moyenne altitude de l'Afrique sub-saharienne, surtout lorsque les cultures souffrent de la sécheresse. En condition favorable, lorsque l'humidité n'est pas un facteur limitant, la plante est capable de résister à l'infection virale sans réduction appréciable du rendement. Les plantes infestées présentent des bandes blanches le long des feuilles et se rabougrissent. Sous une infestation sévère, les plantes ne produisent pas d'épis et peuvent même mourir. Les insecticides systémiques permettent un contrôle efficace de la maladie en réduisant les populations de cicadelles, limitant ainsi la diffusion du virus. On connaît de bonnes sources de résistance. Storey et Howland (1967) signalent que la résistance est contrôlée par un seul gène et des

modificateurs, tandis que pour Bjarnason (1986) elle serait contrôlée par trois gènes majeurs avec des modificateurs. Kim *et al.*, (1989) indiquent que la résistance est contrôlée par deux à trois gènes et peut être facilement transférée à des germplasms améliorés. Des variétés et hybrides ayant un bon niveau de résistance sont disponibles pour les divers environnements où l'on cultive le maïs en Afrique sub-saharienne (Reynaud, Guinet et Marchand, 1988).

AUTRES MALADIES VIRALES

D'autres maladies virales ont été signalées sur le maïs, seules quelques-unes sont très courantes. La mosaïque nanisante du maïs (*maize dwarf mosaic virus*, MDMV) fait partie du même groupe que la mosaïque de la canne à sucre (*sugarcane mosaic virus*, SCMV), la mosaïque du sorgho d'Alep (*Johnson grass mosaic virus*, JGMV) et d'autres polyvirus moins importants. MDMV et SCMV, très répandus sous les tropiques, sont transmis par un puceron (*Rhopalosiphum maidis*) et véhiculés par la sève de la plante. Une mosaïque de tissus verts et chlorotiques apparaît d'abord sur les jeunes feuilles, puis les feuilles peuvent se couvrir de bandes chlorotiques, et la plante devient alors pourpre et se rabougrit.

La striure du maïs est très répandue sous les tropiques. Elle est transmise par la cicadelle *Peregrinus* spp. Le symptôme typique est la présence de bandes chlorotiques courant de la base à la pointe des jeunes feuilles. D'autres maladies virales peu répandues ont été signalées; elles sont généralement limitées au continent américain. Ces maladies sont: le nanisme buissonnant, le nanisme chlorotique du maïs, la tavelure chlorotique du maïs, la nécrose létale, la mosaïque due au virus I et la striure fine du maïs (photo 30) (De Leon, 1984). Le virus de la mosaïque chlorotique du maïs est transmis par des thrips (Jiang, Meinke et Wright, 1991). Une résistance génétique existe pour plusieurs de ces maladies virales, elle est contrôlée par un petit nombre de gènes majeurs, en général un ou deux. C'est le cas pour la mosaïque nanisante du maïs, le virus de la mosaïque du maïs et la mosaïque en bande du maïs (Renfro, 1985).

STRIGA

Striga asiatica et S. Hermonthica sont deux mauvaises herbes parasites qui attaquent le maïs en Afrique et en Asie (Hassan, Ranson et Ojiem, 1995). Le *Striga* s'accroche aux racines du maïs peu de temps après sa germination. Il parasite le maïs pour assurer ses besoins en eau et éléments nutritifs. La phytotoxicité du striga pour le maïs s'ajoute au prélèvement en eau et éléments nutritifs, pour entraîner d'importantes chutes de rendement (Ramson, Eplee et Palmer, 1990). Le *Striga* est un ravageur du maïs cultivé dans des environnements pauvres, il prolifère dans les cultures affaiblies par un manque d'eau et d'engrais. L'amélioration de la fertilité des sols, l'incorporation des pailles de maïs pour augmenter la matière organique ainsi que l'arrachage à la main des plantes de *Striga* sont des moyens efficaces pour contrôler ce parasite (Odhiambo et Ranson, 1995). D'après Kim (1994), l'hérédité de la tolérance à *Striga hermonthica* serait polygénique et quantitative. La sélection de génotypes de maïs pour la résistance/tolérance au *Striga* et la possibilité de développer des germplasms tolérants font l'objet de recherches (Kim et Adetimirin, 1995).

BIBLIOGRAPHIE

Anonyme. 1973. *A compendium of corn diseases.* Urbana, IL, USA, University of Illinois and Extension Service, United States Department of Agriculture Publication.

Barry, D., Widstrom, N.W. & Darrah, L.L. 1992. Maize ear damage by insects in relation to genotype and aflatoxin contamination in preharvested maize grain. *J. Econ. Entomol.*, 85: 2492-2495.

Bergquist, R.R. 1985. Inheritance estimates of resistance in maize (*Zea mays*) to gray leaf spot (*Cercospora zeae-maydis*). *Abstr. Phytopath.*, 75: 1310.

Bernardo, R., Bourrier, M. & Olivier, J.L. 1992. Generation means analysis of resistance to head smut in maize. *Agronomie*, 12: 303-306.

Bjarnason, M. 1986. Progress in breeding for resistance to the maize streak virus disease. *In* B. Gelaw, ed. *To Feed Ourselves. Proc. 1st Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop*, Lusaka, Zambia, p. 197-207. Mexico, DF, CIMMYT.

Bojanowski, J. 1969. Studies of inheritance of reaction to common smut in corn. *Theor. Appl. Genet.*, 39: 32-42.

Bubeck, D.M., Goodman, M.M., Beavis, W.D. & Grant, D. 1993. Quantitative trait loci controlling resistance to gray leaf spot in maize. *Crop Sci.*, 33: 838-847.

Carson, M.L. & Hooker, A.L. 1981. Inheritance of resistance to anthracnose leaf blight in five inbred lines of corn. *Phytopathology*, 71: 488-491.

Chang, S.C. 1972. Breeding for sugarcane downy mildew resistance in corn in Taiwan. In *Proc. 8th Inter-Asian Corn Improv. Workshop*, p. 114-115. New Delhi, The Rockefeller Foundation.

De León, C. 1983. Conceptos fitopatológicos en el mejoramiento de poblaciones de maíz. In *Proc. 10th Reunión de Especialistas en Maíz de la Zona Andina*, Santa Cruz, Bolivia. Cali, Colombia, CIMMYT.

De León, C. 1984. *Maladies du maïs, guide d'identification au champ.* Mexico, DF, CIMMYT.

De León, C., Ahuja, V.P., Capio, E.R. & Mukerjee, B.K. 1993. Genetics of resistance to Philippine downy mildew in three maize populations. *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, 53: 406-410.

De León, C. & Pandey, S. 1989. Improvement of resistance to ear and stalk rots and agronomic traits in tropical maize gene pools. *Crop Sci.*, 29: 12-17.

Dittrich, U., Hock, J. & Kranz, J. 1991. Germination of *Phyllachora maydis* ascospores and conidia of *Monographella maydis*. *Cryptogamic Bot.*, 2/3: 214-218.

Diwakar, M.C. & Payak, M.M. 1975. Germplasm reaction to Pythium stalk rot of maize. *Indian Phytopath.*, 28: 548-549.

Dodd, J.L. 1980. The role of plant stresses in development of corn stalk rots. *Plant Dis.*, 64: 533-537.

Donahue, P.J., Stromberg, E.L. & Myers, S.L. 1991. Inheritance of reaction to gray leaf spot in a diallel cross of 14 maize inbreds. *Crop Sci.*, 31: 926-931.

Draganic, M. & Boric, B. 1991. Survey of studies on maize resistance to stalk and ear rot pathogens in Yugoslavia. *Zastita Bilja*, 42: 173-182.

El-Itriby, H.A., Khamis, M.N., El-Demerdash, R.M. & El-Shafey, H.A. 1984. Inheritance of resistance to late-wilt (*Cephalosporium maydis*) in maize. In *Proc. 2nd Medit. Conf. Genet.*, Cairo, Egypt, p. 29-44. Cairo, Mediterranean Congress of Genetics.

Frederiksen, R.A. 1977. Head smuts of corn and sorghum. *In* H.D. Loden & D. Wilkinson, eds. *Proc. 32nd Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, Chicago, Illinois, p. 89-105. Washington, DC, ASTA.

Frederiksen, R.A. & Odvody, G. 1979. Chemical control of sorghum downy mildew. *Sorghum Newsl.*, 22: 129.

Frederiksen, R.A. & Renfro, B.L. 1977. Global status of maize downy mildew. *Ann. Rev. Phytopath.*, 15: 249-275.

Gendloff, E.H., Rossman, E.C., Casale, W.L., Isleib, T.G. & Hart, L.P. 1986. Components of resistance to Fusarium ear rot in field corn. *Phytopathology*, 76: 684-688.

González, F.C., Vasal, S.K., Srinivasan, G. & Eaton, D.L. 1992. *Progress from selection for Tarspot resistance in four*

CIMMYT populations. Abstract, Int. Crop Sci. Cong. 1, Ames, IA, USA.

Gorman, D.P., Kang, M.S. & Cleveland, T. 1992. Combining ability for resistance to field aflatoxin accumulation in maize grain. *Plant Breed.*, 109: 296-303.

Halseth, D.E., Pardee, W.D. & Viands, D.R. 1991. Inheritance of resistance to *Helminthosporium carbonum* race 3 in maize. *Crop Sci.*, 31: 612-617.

Hart, L.P., Gendloff, E.H. & Rossman, E.C. 1984. Effect of corn genotype on ear rot infection by *Gibberella zeae*. *Plant Dis.*, 68: 296-298.

Hassan, R., Ransom, J.K. & Ojiem, J. 1995. The spatial distribution and farmers strategies to control Striga in maize: survey results from Kenya. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 250-254. Mexico, DF, CIMMYT.

Hock, J., Dittrich, U., Renfro, B.L. & Kranz, J. 1992. Sequential development of pathogens in the maize tarspot disease complex. *Mycopathologia*, 117: 157-161.

Hooker, A.L. 1977. A second major gene locus in corn for chlorotic lesion resistance to *Helminthosporium turcicum*. *Crop Sci.*, 17: 132-135.

Hooker, A.L. 1978. Genetics of disease resistance in maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 319-332. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Jiang, X.Q., Meinke, L.J. & Wright, R.J. 1992. Maize chlorotic mottle virus in Hawaiian-grown maize: vector relations, host range and associated viruses. *Crop Prot.*, 11: 248-254.

Kaneko, K. & Aday, B.A. 1980. Inheritance of resistance to Philippine downy mildew of maize, *Peronosclerospora philippinensis*. *Crop Sci.*, 20: 590-594.

Khan, A.Q. & Paliwal, R.L. 1979. Inheritance of stalk rot resistance in maize. *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, 39: 139-145.

Khan, A.Q. & Paliwal, R.L. 1980. Combining ability for stalk rot resistance in maize. *Indian J. Genet. Pl. Breed.*, 40: 427-431.

Kim, S.K. 1994. Genetics of maize tolerance of *Striga hermonthica*. *Crop Sci.*, 34: 900-907.

Kim, S.K. & Adetimirin, V.O. 1995. Overview of tolerance and resistance of maize to *Striga hermonthica* and *S. asiatica*. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 255-262. Mexico, DF, CIMMYT.

Kim, S.K. & Brewbaker, J.L. 1977. Inheritance of general resistance in maize to *Puccinia sorghi* Schw. *Crop Sci.*, 17: 456-461.

Kim, S.K., Efron, Y., Fajemisin, J.M. & Buddenhagen, I.W. 1989. Mode of gene action for resistance in maize to maize streak virus. *Crop Sci.*, 29: 890-894.

Krueger, W. 1991. Investigations into the relationship between root and stalk rot of maize. *Zeitschrift fuer Pflanzenk. und Pflanzens.*, 98: 39-46.

Lal, B.B. & Chakravarti, B.P. 1977. Root and collar inoculation and control of brown spot of maize by post-infection spray and soil application of systemic fungicides. *Plant Dis. Rep.*, 61: 334-336.

Latterell, F.M. & Rossi, A.E. 1983. Gray leaf spot of corn: a disease on the move. *Plant Dis. Rep.*, 67: 642-847.

Lu, H.S., Tsai, W.H., Shieh, G.J. & Ho, C.L. 1990. *J. Agric. Res. China*, 39: 269-276.

Mercado, A.C. & Lantican, R.M. 1961. The susceptibility of cytoplasmic male sterile lines of corn *to Helminthosporium maydis* Nisikado & Miv. *Philipp. Agric.*, 45: 235-243.

Odhiambo, G.D. & Ransom, J.K. 1995. Long term strategies for Striga control. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, 1994, p. 263-260. Mexico, DF, CIMMYT.

Poehlman, J.M. 1987. *Breeding field crops*, 3rd ed. Westport, CT, USA, AVI Publishing.

Ransom, J.K., Eplee, R.E. & Palmer, A.F.E. 1990. Estimates of the competitive and phytotoxic effects of Striga on maize. *Agron. Abstr.*, p. 61.

Reifschneider, F.J.B. & Arny, D.C. 1983. Yield loss of maize caused by *Kabatiella zeae*. *Phytopathology*, 73: 607-609.

Renfro, B.L. 1985. Breeding for disease resistance in tropical maize and its genetic control. *In* A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics*, p. 341-365. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Renfro, B.L. & Bhat, S. 1981. Role of wild hosts in downy mildew diseases. *In* D.M. Spencer, ed. *Downy mildew diseases*, p. 107-119. New York, NY, USA, Academic Press.

Reynaud, B., Guinet, I. & Marchand, J.L. 1988. IRAT/CIRAD breeding programme for virus resistance. In *Towards Self Sufficiency. Proc. 2nd Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop*, p. 112-136. Harare, CIMMYT.

Saxena, K.M.S. & Hooker, A.L. 1974. A study on the structure of gene Rp3 for rust resistance in *Zea mays*. *Can. J. Genet. Cytol.*, 16: 857-860.

Scott, G.E., King, S.B. & Armour, J.W., Jr. 1984. Inheritance of resistance to southern corn rust in maize populations. *Crop Sci.*, 24: 265-267.

Shehata, A.H. 1976. Gene action involved in the manifestation of late-wilt (*Cephalosporium maydis*) of maize. *Egypt. J. Genet. Cytol.*, 5: 42-47.

Singburaudom, N. & Renfro, B.L. 1982. Heritability of resistance in maize to sorghum downy mildew (*Peronosclerospora sorghi* (Weston and Uppal) C.G. Shaw). *Crop Prot.*, 1: 323-332.

Siradhana, B.S., Dange, S.R.S., Rathore, R.S. & Singh, S.D. 1978. Ontogenic predisposition of *Zea mays* to sorghum downy mildew. *Plant Dis. Rep.*, 62: 467-468.

Smith, D.R. & White, D.G. 1988. Diseases of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 687-766. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Storey, H.H. & Howland, A.K. 1967. Transfer of resistance to the streak virus into east African maize. *East Africa Agric. Forest. J.*, 33: 131-135.

Thompson, D.L. & Bergquist, R.R. 1984. Inheritance of mature plant resistance to *Helminthosporium maydis* race O in maize. *Crop Sci.*, 24: 807-811.

Ullstrup, A.J. 1976. Highlights in corn pathology during the past half-century. *9th Ann. Brazilian Phytopath. Soc. Meeting Proc.*, p. 113-122. Brasilia, Brazilian Phytopath. Society.

Ullstrup, A.J. 1977. Diseases of corn. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement*, p. 391-500. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Ullstrup, A.J. 1978. Evolution and dynamics of corn diseases and insect problems since the advent of hybrid corn. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 283-317. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Vasal, S.K., González, F. & Srinivasan, G. 1992. Genetic variation and inheritance of resistance to the "Tar Spot" disease complex. *Maize Genet. Coop. Newsl.*, 66: 74.

Wallin, J.R., Widstrom, N.W. & Fortnum, W.A. 1991. Maize population with resistance to field contamination by aflatoxin B-1. *J. Sci. Food Agric.*, 54: 235-238.

Wellman, F.L. 1972. *Tropical American plant disease (neotropical phytopathology problems).* NJ, USA, The Scarecrow Press.

Widstrom, N.W., McWilliams, W.W. & Wilson, D.M. 1984. Contamination of preharvest corn by Aflatoxin. *In* H.D. Loden & D. Wilkinson, eds. *Proc. 39th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, Chicago, Illinois, p. 68-83. Washington, DC, ASTA.

Williams, R.J. 1984. Downy mildews of tropical cereals. *Adv. Plant Pathol.*, 2: 1-87.

Zuber, M.S., Anisworth, T.C., Blanco, M.H. & Darrah, L. 1981. Effect of anthracnose leaf blight on stalk rind strength and yield in F1 crosses in maize. *Plant Dis.*, 65: 719-722.

Zuber, M.S., Lillehoj, E.B. & Renfro, B.L., eds. 1987. *Aflatoxin in Maize. A Proc. of the Workshop.* Mexico, DF, CIMMYT.

Insectes du maïs

G. Granados

Les maïs peuvent être infestés durant la vie de la plante et en cours de stockage par un certain nombre d'insectes ravageurs. Ces insectes peuvent endommager les différentes parties de la plante et contrarier son développement, entraînant des réductions de rendement et de la qualité du grain. Toutefois, parmi les nombreuses espèces que l'on peut trouver sur le maïs, rares sont celles qui causent des dégâts d'importance économique, lesquelles seront discutées dans ce chapitre.

Les insectes ravageurs les plus importants sont présentés suivant un ordre chronologique de dégâts sur la plante (du semis au stockage des grains récoltés). Les cicadelles qui sont vecteurs de viroses, les mycoplasmes et les spiroplasmes sont décrits dans la section *divers*. Les méthodes de contrôle sont traitées en détail dans le chapitre «Gestion intégrée des ravageurs».

Les références bibliographiques individuelles ne sont pas citées dans le texte pour éviter les répétitions et pour rendre la lecture plus facile. Une liste de références bibliographiques se trouve à la fin du chapitre pour lectures complémentaires.

GERMINATION DES SEMENCES ET PLANTULES

Asticots des semences de maïs

Hylemya (= *Cilicrura*) *platura* (Rondani), *Hylemya* spp. Diptère, Anthomyiidés. La larve creuse la semence de maïs, entraînant une réduction de la germination et du nombre de plantes. Les semences qui germeront, donneront naissance à des plantes malades et faibles. Les dégâts sont plus sévères par temps froid et humide et dans les sols à taux de matière organique élevé.

Les adultes femelles, des mouches brun grisâtre d'une longueur de 12 à 14 mm, pondent des œufs blancs finement striés sur le sol. Ceux-ci peuvent éclore à des températures basses (à partir de 10°C). Les asticots creusent la semence de maïs et, très souvent, détruisent le germe. Les asticots complètement développés mesurent 6mm de long et ont la tête pointue; ils sont de couleur blanc jaunâtre, sans pattes, et ont la peau dure. Ils se transforment en pupe dans le sol (pupe brune) et les adultes émergent en 12 à 15 jours. Le cycle complet dure environ trois semaines, plus de cinq générations peuvent se succéder en une année.

Altises

Chaetocnema pulicaria Melaheimer, *Chaetocnema* spp., Coléoptère, Chrysomelidés. Les larves de ces insectes mangent parfois les racines entraînant la verse des maïs. Toutefois, les dégâts sont le plus souvent causés par les adultes, qui font de petits trous dans les feuilles donnant à la plante une apparence décolorée. Les feuilles se fanent, ralentissant ainsi le développement de la plante. Dans les régions tempérées, les adultes disséminent la bactérie responsable de la maladie de Stewart. Sous les tropiques, les altises sont vecteurs du virus de la chlorose tachetée du maïs (MCMV). Ces espèces sont réparties dans le monde entier.

Les adultes sont de petites altises noir brillant de un à deux millimètres de long. Elles volent et ont les pattes arrières fortes, adaptées au saut. Elles pondent leurs œufs dans le sol au voisinage des racines. Les larves se nourrissent sur les racines, se transforment en pupe dans le sol et sortent adultes. Il y a normalement plus de deux générations par an.

Asticot du verticille du maïs

Euxesta mazorca Steyskal, *Euxesta stigmatis* Loew, *Euxesta* spp., Diptère, Otitidés. Dans les basses terres tropicales, la larve se nourrit des feuilles de la plantule, attaquant le point de développement de la plante. Ce dégât est connu comme le «cœur mort» où les feuilles centrales se dessèchent et peuvent alors facilement être arrachées de la plante. Les dégâts sur les plantules entraînent la production de talles qui n'auront pas d'épis. Dans les hautes terres d'Amérique du Sud, les larves se nourrissent des soies du maïs gênant la pollinisation et le développement des jeunes grains. Elles mangent le grain en entier ne laissant que son enveloppe. Leur présence favorise le développement de la pourriture de l'épi dû au *Fusarium*.

Les adultes sont des mouches typiques avec un thorax bleu métallique, un abdomen noir et un corps d'une longueur de 5 mm. Les ailes sont marquées par quatre bandes transversales noires. Les œufs sont déposés sur les feuilles des plantules ou sur les soies de la plante. La larve complète son développement sur les épis de maïs en 15 à 20 jours, puis elle se laisse ensuite tomber sur le sol où elle se transforme en pupe. Le cycle complet dure de 30 à 45 jours.

Mouche des pousses

Atherigona soccata Rondani, *Atherigona naquii* Steyskal, *Atherigona* spp. Diptère, Muscidés. La larve de ces insectes mange le point de développement de la plantule et le détruit, entraînant ainsi l'arrêt de la croissance terminale et le rabougrissement de la plante. Les talles se développent mais ne produisent pas d'épi. Un niveau d'infestation de 20 à 80 pour cent des plantes a été signalé dans certaines zones de production du sud et du sud-est de l'Asie.

Les mouches des pousses adultes sont plus petites que les mouches communes des maisons. Les mâles ont un corps uniformément gris, les femelles un abdomen jaunâtre avec une paire de plaques brunes. Celles-ci pondent de petits œufs blancs (2 mm) en forme de cigare sur la surface inférieure des feuilles. Les œufs éclosent en deux ou trois jours, les larves typiques des mouches (blanches, sans pattes et à la tête effilée) entrent alors dans la plante à travers le verticille et détruisent le point de développement. Les larves ayant atteint leur pleine croissance sont jaunes et mesurent 6 mm. Elles se transforment en pupe à l'intérieur de la plante ou bien dans le sol. Le cycle peut être complété en 20 à 25 jours dans de bonnes conditions d'environnement.

INSECTES DU SYSTÈME RACINAIRE ET INSECTES TERRICOLES

Vers blancs

Phyllophaga spp. et *Cyclocephala* spp. (vers blancs annuels), Coléoptères, Scarabeidés. Les larves (vers blancs) de ces insectes (photo 40), dont il existe plus de 100 espèces, se nourrissent des racines de maïs. Selon le niveau d'infestation (on a signalé de une à cent larves par plante), les plantes cessent de croître, se dessèchent, versent et meurent. Les plantes présentant des dégâts importants sont facilement arrachées du sol car leur système racinaire a été mangé par les vers (photo 41). Ces vers blancs se rencontrent dans le monde entier.

Les adultes, souvent connus sous l'appellation de hanneton de juin ont un corps robuste brillant, brun foncé mesurant 12 à 24 mm de long; ils pondent dans le sol des œufs blanc nacré à une profondeur de 2,5 à 20 cm. Au bout de trois semaines environ, les œufs éclosent et la larve se nourrit des racines vivantes ou de végétation en décomposition. Les larves ayant atteint leur pleine croissance sont des vers blancs en forme de C, mesurant de 2 à 30 mm de long selon les espèces. La partie arrière de l'abdomen apparaît généralement plus foncée en raison des particules de sols vues par transparence à travers la paroi du corps. Les larves matures

se transforment en pupes dans le sol d'où sortiront les adultes. Les espèces les plus nuisibles complètent leur cycle en trois ans.

Vers fil de fer

Melanotus spp., *Agiotes* spp., *Dalopius* spp., Coléoptères, Elateridés, *Eleodes* spp., Coléoptères, Tenebrionidés. La larve de ces insectes peut causer d'importants dégâts aux plantes de maïs dont elle détruit les racines et endommage la tige. De fortes infestations entraînent des verses sévères dues à l'affaiblissement du système racinaire. La distribution de ces insectes est mondiale.

Les adultes sont de petits coléoptères au corps dur et allongé mesurant 3 à 20 mm de long selon les espèces. Ils sont souvent appelés «coléoptères clic» parce qu'en tombant sur le dos, ils émettent un son «clic» en se retournant. La femelle creuse le sol pour y pondre ses œufs, qui éclosent en deux à quatre semaines. Les larves complètement développées, longues (entre 12 et 30 mm de long selon les espèces), cylindriques, jaunes ou brunes et ont l'apparence d'un fil de fer avec une cuticule brillante. Les caractéristiques du 9ème segment abdominal sont utilisées pour séparer les larves des vrais vers fil de fer (Elateridés) des *Eleodes* spp. (Tenebrionidés). Leur cycle complet dure de un à cinq ans suivant les espèces.

Vers gris

Agrotis ipsilon (Hufn), *Agrotis* spp., *Peridroma saucia* (Hubner) [= *margaritora* (Haworth)], *Chorizagrotis auxiliaris* (Grote), *Feltia subgothica* (Haworth), Lépidoptères, Noctuidés. La larve perce, et souvent, coupe la plante au niveau ou juste au-dessous du niveau du sol; les plantes ainsi endommagées sèchent généralement puis meurent. Des infestations très importantes de vers gris obligeront l'agriculteur à retourner son champ et à replanter. La larve peut survivre sur la végétation sèche pendant plus d'un mois. Ces insectes sont répandus dans le monde entier.

Les adultes mesurent 2 à 3 cm de long, leur corps est de couleur brune ou grise. Les ailes antérieures présentent des marques sombres qui varient suivant les espèces tandis que les ailes postérieures sont blanches ou blanc nacré. Les femelles pondent leurs œufs isolés ou en petits groupes dans le sol humide ou sur la base du feuillage de la plante. Les jeunes larves et les larves matures coupent les plantules de maïs sous la surface du sol, ou mangent les feuilles les plus basses. Elles se nourrissent pendant la nuit et se cachent dans le sol près des plantes pendant la journée. Le sol retourné autour d'une plante coupée (desséchée) laissera apparaître une ou plusieurs larves. Quand les larves sont dérangées, elles enroulent immédiatement leur corps en forme de C. Les larves ayant atteint leur plein développement ont une longueur de 40 à 50 mm; elles creusent un espace dans le sol où elles se transforment en pupes pour en sortir adultes. Le cycle complet prend quatre semaines à quatre mois, suivant la température et la nourriture disponible. Il peut y avoir de deux à quatre générations par an.

Chrysomèles

Diabrotica balteata LeConte, *Diabrotica virgifera* LeConte, *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber, *Diabrotica longicornis* (Say), *Diabrotica porracea* Harold, *Diabrotica* spp., Coléoptères, Chrysomelidés. Les larves de ces espèces se nourrissent de racines de maïs, provoquant un retard de croissance et la verse de la plante. Les adultes mangent le feuillage et les soies, entraînant ainsi un mauvais remplissage de l'épi et une réduction de la production. Sous les tropiques, les dégâts dus aux larves sont moins graves qu'en régions tempérées ; par contre, ceux des adultes peuvent être très importants. *D. virgifera* et *D. longicornis* sont les vecteurs du virus de la chlorose tachetée du maïs (MCMV) et de la bactérie du flétrissement de Stewart.

Les adultes sont des chrysomèles de 4 à 6 mm de long avec un corps de forme ovale. Les couleurs du thorax, des antennes, des élytres et des marques distinctives des élytres, qui peuvent être des taches ou des bandes de diverses couleurs et formes, sont utilisées pour différencier les espèces. Les femelles pondent leurs œufs blancs à jaunâtres, un à un dans le sol près des racines du maïs. Les larves se nourrissent des racines dès l'émergence de la plante. Elles mesurent de 3 à 10 mm de long selon les espèces, elles ont trois paires de pattes, une tête brune et une plaque brun foncé sur le dernier segment abdominal. La larve traverse trois stades, se métamorphose en pupe dans le sol et sort adulte. Il peut y avoir jusqu'à trois générations par an suivant les espèces et la latitude.

INSECTES RAVAGEURS DE LA TIGE

Où que soit cultivé le maïs tropical (en Amérique latine, en Asie ou en Afrique), il subit les attaques de différentes espèces de foreurs des tiges. Aux stades initiaux, le foreur des tiges se nourrit des feuilles ou des gaines foliaires puis, la larve se développant creuse la tige et s'y transforme en pupe et en adulte. La plupart des espèces creuse le point de croissance de la plante causant le symptôme du «cœur mort» de la plante. En général, la deuxième génération de foreurs se nourrit des jeunes panicules mâles et creuse la tige, l'épi et son pédoncule. Une forte verse peut se produire en raison des dégâts à l'intérieur des tiges.

Les espèces de foreurs causant des dégâts au maïs en Amérique latine sont: le foreur américain de la canne à sucre, *Diatraea saccharalis* (F); le foreur américain du maïs, *Diatraea lineolata* (Walkes); et la grande chenille mineuse du maïs, *Diatraea grandiosella* Dyar. Bien que le cycle de ces trois espèces et la nature des dégâts qu'elles causent au maïs soient semblables en de nombreux points, les différences entre elles sont suffisantes pour justifier de les présenter séparément.

Foreur américain de la canne à sucre

Diatraea saccharalis (F), Lépidoptère, Pyralididés. Cet insecte se rencontre dans tout le continent américain, des Etats-Unis à l'Argentine. Les adultes sont des mites de couleur paille avec deux lignes foncées obliques et un point central sur les ailes antérieures. Les œufs, semblables à des écailles se chevauchant, sont blancs quand ils sont déposés et deviennent noirs sur le point d'éclore. Les jeunes larves sont blanchâtres à tête noire, elles muent cinq fois avant d'atteindre le stade de pupe. Les larves ayant atteint leur pleine croissance mesurent 25 mm de long, présentent huit taches très apparentes sur la partie antérieure de chaque segment du corps et deux taches sur la partie postérieure. Les larves perdent leurs taches en hivernant, elles deviennent alors blanc crémeux.

Les femelles pondent des groupes d'œufs sur la surface inférieure des feuilles. Ils éclosent en cinq jours et la première forme larvaire migre sur le verticille et se nourrit des feuilles tendres en laissant des rangées de trous visibles lorsque les feuilles se déplient. Parfois, les larves se nourrissent en creusant profondément le verticille et tuent le point de croissance. Les feuilles centrales meurent et la jeune plantule montre des symptômes de «cœur mort». Les plantes restent rabougries, produisent des talles, ont un aspect touffu et produisent au maximum un épi rudimentaire. Les larves plus vieilles creusent la tige et après complète croissance se transforment en pupe à l'intérieur des galeries qu'elles font. Avant la transformation en pupe, les larves font un trou à l'extrémité de la galerie, par lequel l'adulte pourra sortir. Les pupes mesurent environ 20 mm de long et sont brun foncé avec l'extrémité de l'abdomen mobile. Le cycle complet se déroule en quatre à cinq semaines. Une deuxième génération de larves se nourrit de la panicule en développement (photo 42) et creuse la tige, le pédoncule de l'épi, la rafle et les grains en développement. La formation de galeries dans la tige entraîne la verse de la

plante. Le creusement du pédoncule de l'épi entraîne sa chute sur le sol. Les larves qui se nourrissent des grains favorisent l'invasion de la plante par des pathogènes comme *Fusarium* spp.

Foreur américain du maïs

Diatraea lineolata (Walkes), Lépidoptère, Pyralididés. La distribution de cet insecte est plus restreinte que celle du foreur américain de la canne à sucre. Cet insecte ne cause de dégâts au maïs qu'au Mexique, en Amérique centrale et aux Caraïbes. Les adultes ont une envergure de 42 mm avec des ailes antérieures de couleur paille, celles postérieures sont blanchâtres (photo 43). Les larves complètement développées mesurent de 20 à 25 mm de long et présentent des marques semblables à celles de *D. saccharalis* (photo 44). Elles subissent cinq stades larvaires. Les œufs et les pupes sont semblables à ceux de *D. saccharalis*. Les dégâts faits au maïs, le cycle et les habitudes sont semblables à ceux de *D.* saccharalis.

Grande chenille mineuse du maïs

Diatraea grandiosella Dyar, Lépidoptère, Pyralididés. Cet insecte est une espèce subtropicale qui se rencontre aux Etats-Unis et au Mexique. Les œufs, la larve et les adultes de cette espèce sont semblables à ceux du foreur américain du maïs. Le cycle et les habitudes de cette chenille sont très semblables à ceux du foreur américain de la canne à sucre et à ceux du foreur américain du maïs. Cette espèce se distingue cependant des autres foreurs par l'habitude qu'a sa larve de creuser un anneau à l'intérieur de la tige, près du niveau du sol, pour hiverner, où elle restera jusqu'au printemps. Les tiges fragilisées cassent et versent facilement, les épis alors au contact du sol ont tendance à pourrir.

En Asie il existe plusieurs espèces de foreurs qui attaquent le maïs. Les plus importantes sont le foreur oriental ou asiatique du maïs et le foreur tacheté de la tige de sorgho.

Foreur oriental ou asiatique du maïs

Ostrinia furnacalis (Guenee), Lépidoptère, Pyralididés. Durant les deux premiers stades, les larves se nourrissent des feuilles du verticille. A partir du troisième stade, elles creusent la tige derrière la gaine foliaire et, le plus souvent, pénètrent la tige au niveau d'un nœud. La présence de cet insecte peut être détectée par la grande quantité d'excrément qui s'accumule à l'aisselle des feuilles. La larve, après complète croissance, se métamorphose à l'intérieur des galeries qu'elle a faites dans la tige. La deuxième génération de foreurs se nourrit de la panicule en cours de croissance, des épis et de son pédoncule. Une attaque sévère entraînera une verse importante et une perte de rendement. Cette espèce, très répandue en Asie, est prédominante en Chine, aux Philippines, en Indonésie, à Taiwan province de Chine, en Malaisie et en Thaïlande.

Les femelles adultes de couleur paille pondent des œufs blancs, semblables à des écailles qui se chevauchent, en amas sur la face inférieure des feuilles. Les œufs éclosent en trois à quatre jours. La larve qui a atteint sa pleine croissance mesure 50 mm de long, elle est de couleur blanc cristallin, brillante avec des verrues noires sur chaque segment de son corps (photo 45). Le cycle dure environ 30 jours dans des conditions favorables.

Foreur tacheté de la tige du sorgho

Chilo partellus (Swinhoe), Lépidoptère, Pyralididés. Le premier stade larvaire se nourrit du verticille de la plantule de maïs faisant des rangées de perforations ovales. Les stades ultérieurs creusent des galeries dans les nervures centrales et, dans beaucoup de cas, endommagent le point de croissance entraînant ainsi le symptôme du «cœur mort». Les plantes stoppent alors leur croissance et la plupart du temps produisent des talles, qui normalement ne porteront pas d'épis. Cet insecte cause des dégâts au maïs

en Afrique de l'Est, du Sud et en Asie du Sud-Est.

Les femelles adultes de couleur paille, qui mesurent environ 15 mm de long, pondent leurs œufs disposés en écailles, en amas (5 à 10 œufs) sur la surface inférieure des feuilles. Les larves du premier stade mesurent 1 à 2 mm de long, sont jaunâtres et tachées. La larve complètement développée mesure de 20 à 25 mm de long, est d'un blanc cristallin avec des verrues noires sur chaque segment du corps et des bandes colorées sur la surface dorsale. Sur le point d'atteindre la maturité, la larve laisse un petit orifice à l'extrémité de la galerie. Ensuite, elle se transforme en pupe à l'intérieur de la galerie. L'adulte sort en s'extrayant par l'orifice laissé par la larve. Le cycle complet prend environ 30 à 35 jours.

Il existe un assez grand nombre de foreurs des tiges qui attaquent le maïs en Afrique. Les plus importants sont: le foreur africain des tiges de maïs ou de sorgho, le foreur rose africain et le foreur africain de la canne à sucre.

Foreur africain des tiges de maïs ou de sorgho

Busseola fusca (Fuller), Lépidoptère, Noctuidés. Cet insecte est considéré comme étant le ravageur le plus important du maïs en Afrique sub-saharienne à partir de 500 m d'altitude. Comme c'est le cas avec plusieurs autres espèces de foreurs, la jeune larve décape les feuilles tendres du verticille de maïs et très souvent détruit le point de croissance de la plantule entraînant le symptôme du «cœur mort». Les larves plus âgées creusent la tige, en perçant des galeries expulsent de l'intérieur une grande quantité de fine poussière. La larve de deuxième génération se nourrit de la panicule, des épis, de son pédoncule et de la tige; elle peut être responsable de cassures et de verses importantes des tiges.

Les femelles adultes, qui sont de robustes noctuelles, pondent des œufs sphériques, jaunes, en amas (10 à 25 œufs) à l'intérieur des gaines foliaires des jeunes plants de maïs. Ceux-ci éclosent en 7 à 12 jours. Les larves se nourrissent du verticille pendant 25 à 35 jours, puis creusent la tige et se métamorphosent en pupe à l'intérieur. Avant la métamorphose, la larve mâche la tige pour faire un petit orifice dans les tissus extérieurs de celle-ci par lequel sortira le papillon. Les larves complètement développées atteignent environ 30 mm de long; elles ont un corps rosâtre et une tête brune. Il y a normalement deux générations par an et dans les zones les plus chaudes il peut y avoir une troisième génération partielle. En automne, les larves entrent en diapause hivernale dans les tiges juste sous la surface du sol.

Foreur rose africain

Sesamia calamistis Hmps., Lépidoptère, Noctuidés. La nature des dégâts causés par cet insecte est très semblable à celle des autres espèces de foreurs. La première génération de larves creuse la tige des jeunes plantes entraînant le symptôme du «cœur mort». Ces plantes sont pour la plupart improductives. Quelquefois la larve, au lieu d'attaquer le cornet, creuse un anneau près d'un nœud de la tige et pénètre celle-ci. Il en résulte une verse importante, plus tard dans la saison. L'incidence très grave de cet insecte sur la deuxième culture de maïs en Afrique de l'Ouest, la plus rentable, fait de *S. calamistis* un ravageur d'une très grande importance économique.

S. calamistis adulte est une noctuelle typique, avec des ailes antérieures brun clair rayées de bandes foncées et des ailes postérieures blanc argent. Les femelles pondent des œufs blancs semi sphériques, en lignes entre les gaines foliaires dès que les plantules ont deux semaines et jusqu'à ce que les plantes commencent à être sénescentes. Le développement des larves prend de quatre à six semaines. Les larves totalement développées, de 30 à 40 mm de long, ont un

corps rosâtre et se métamorphosent à la base de la tige ou dans un cocon dans une vieille gaine foliaire.

Foreur africain de la canne à sucre

Eldana saccharina (Walker), Lépidoptère, Pyralididés. Bien que cet insecte ne commence à infester le maïs qu'après la floraison, les galeries dans les tiges, le forage des épis et la rapide augmentation de sa population sont responsables d'une perte de rendement importante en Afrique de l'Ouest. Le papillon femelle possède un corps brun rose de 15 mm de long et deux taches foncées caractéristiques au centre des ailes antérieures. Il pond ses œufs sur les plantes de maïs ou sur les débris sur le sol. Les larves creusent les tiges, entrant au niveau des nœuds. Finalement, quelques larves se déplacent vers les épis, détruisant les grains. Le développement de la larve prend trois à cinq semaines. Les larves complètement développées, qui ont 20 mm de long, des pattes velues et jaunâtres, se métamorphosent en pupe dans la tige ou sur les épis dans un cocon fait de soies et de débris de plantes.

INSECTES RAVAGEURS DES FEUILLES

Thrips

Frankliniella spp., *Frankliniella williamsi* (Howd), *Anaphothrips* spp., *Hescothrips* spp., Thysanoptères, Thripidés. Les nymphes et les adultes attaquent le tissu foliaire des maïs, sucent la sève qui s'en échappe, entraînant le dessèchement des feuilles qui se tordent et s'enroulent. Lorsque l'infestation est sévère, la plante se dessèche et meurt. Les dégâts sont plus importants par temps sec. Les thrips sont répandus dans le monde entier.

Les adultes ont un corps fin de couleur jaune doré à orange, ils mesurent 1 à 2 mm de long, leurs ailes ressemblent à du cuir. La femelle introduit de petits œufs réniformes dans les tissus tendres et dans la nervure centrale des feuilles de maïs. Après deux stades larvaires et deux stades nymphaux, le dernier inactif dans le sol, l'adulte sort.

Noctuelle américaine du maïs

Spodoptera frugiperda (J.E. Smith), Lépidoptère, Noctuidés. Cet insecte est un des ravageurs les plus importants du continent américain. Sa larve attaque et endommage gravement les plantules de maïs qu'elle coupe parfois, le verticille des jeunes panicules, les panicules et les grains en formation.

Les adultes sont des noctuelles gris foncé qui ont une envergure de 32 à 38 mm. Les ailes antérieures de la femelle sont d'une couleur uniforme grise ou brun gris. Les taches brunes ou pâles sur les ailes beiges du mâle aident à différencier les sexes. Elles permettent aussi à différencier les différentes espèces de noctuelles américaines. Les femelles pondent des amas d'œufs (jusqu'à 300) sur n'importe quelle partie des feuilles de maïs et les couvrent d'une sorte de duvet provenant de leur propre abdomen. Les œufs éclosent en trois à cinq jours, les larves qui en sortent sont vertes avec des taches et bandes dorsales noires, elles se nourrissent de feuilles, grattant l'épiderme et le laissant transparent. Les larves plus âgées migrent vers le verticille, elles y causent de graves dommages. En raison de leur comportement cannibale, une seule larve causera des dégâts au verticille. Plus tard dans la saison, elles attaqueront la jeune panicule et les épis. Les larves complètement développées mesurent entre 35 et 40 mm. Leur corps est lisse, de couleur gris brun avec un Y inversé sur la tête et quatre taches noires sur le dernier segment abdominal. Les larves matures se laissent tomber sur le sol où elles se transforment en pupe. Les adultes sortent au bout de 10 jours. Dans des conditions favorables, le cycle complet dure 30 jours. Normalement, plus de deux générations de noctuelles américaines du maïs se succéderont sur une même culture de maïs.

INSECTES RAVAGEURS DE LA PANICULE ET DE L'ÉPI

Pucerons des feuilles de maïs

Rhopalosiphum maidis (Fitch.), Homoptère, Aphididés. Les nymphes et adultes de cet insecte percent les feuilles, la tige et la panicule du maïs, et sucent la sève de la plante. De fortes attaques entraînent le jaunissement et le dépérissement des tissus affectés. Le miellat sécrété par les pucerons favorise le développement d'une moisissure noire (la fumagine) et la rosée rend la plante poisseuse. Les importantes colonies qui se développent sur la panicule peuvent empêcher l'émission du pollen. Son rôle d'agent vecteur du virus de la mosaïque de la canne à sucre, du virus de la mosaïque nanisante du maïs et du virus de la feuille mouchetée, aggrave encore son impact économique. Ce ravageur est répandu dans le monde entier.

Les adultes sont petits (environ 1 mm de long), ont un corps mou de couleur gris vert à bleu vert, avec ou sans ailes. Les femelles donnent naissance à des nymphes vivantes et on n'a jamais trouvé aucun dépôt d'œufs. Les mâles sont très rares. Le cycle peut s'accomplir en 10 jours.

Ver de l'épi de maïs

Helicoverpa zea Boddie, Lépidoptère, Noctuidés. Les dégâts sont faits par les larves qui attaquent l'épi de maïs et détruisent les grains. Ces dégâts peuvent être très importants dans le cas du maïs doux et du maïs tendre. La présence de cet insecte facilite l'infestation de l'épi par les pathogènes responsables de la moisissure de l'épi. Cet insecte est répandu dans le monde entier.

Les adultes sont de robustes noctuelles avec une envergure de 35 à 40 mm. Les ailes antérieures sont de couleur paille verdâtre ou brunâtre. Les ailes postérieures sont pâles avec des bordures noires. Les femelles pondent leurs œufs, un à un, sur les soies du maïs. Ils éclosent en trois ou quatre jours. Les très jeunes larves dévorent les soies jusqu'au sommet de l'épi, puis mangent les grains. Normalement, en raison de leur comportement cannibale, une seule larve atteindra le sommet de l'épi. La larve met environ 14 à 25 jours pour compléter son développement. Elle mesure alors 40 mm de long; sa couleur varie du rosâtre au brun léger ou vert, avec des marques longitudinales jaunes ou rouges. Elle se laisse tomber sur le sol pour se transformer en pupe.

INSECTES RAVAGEURS DIVERS

La striure ou maladie des bandes, la maladie du rabougrissement du maïs et la striure fine du maïs – le premier en Afrique et les deux derniers en Amérique latine – sont capables de provoquer de lourdes pertes économiques aux agriculteurs. Le virus de la striure est transmis par *Cicadulina mbila* et *Cicadulina* spp. Le rabougrissement du maïs et la striure fine sont transmis par *Dalbulus maidis* et *Dalbulus* spp.

Cicadelles vecteurs de la striure du maïs (MSV)

Cicadulina mbila, Homoptère, Cicadellidés. L'attaque des adultes et des nymphes sur les plantes de maïs n'a pas d'impact économique. Toutefois, les adultes et les nymphes, en mangeant les plantes, peuvent transmettre aux plantes saines le virus de la striure du maïs. Si la transmission a lieu au stade plantule, les striures (taches blanches disposées parallèlement aux nervures des feuilles) apparaissent sur toutes les feuilles à l'exception des plus basses. La plante se rabougrit, produit une panicule mais pas d'épi. L'infestation de plantes plus âgées entraîne une forte réduction de la taille des épis. Le vecteur et le virus coexistent dans toute l'Afrique sub-saharienne.

Les adultes ont un corps de couleur jaune paille de 3 mm de long, deux points noirs entre les yeux permettent de les identifier. Les femelles injectent les œufs dans la nervure centrale des feuilles de maïs. Les œufs éclosent en trois à quatre jours et les

nymphes sortent. Après quatre à six mues, ces nymphes deviennent adultes. Le cycle nécessite trois à quatre semaines pour se dérouler complètement.

Cicadelles du rabougrissement du maïs

Dalbulus maidis (De Long et Wolcott), *Dalbulus* spp., Homoptères, Cicadellidés. Les adultes et les nymphes de *Dalbulus* se nourrissent des maïs en perçant les tissus foliaires et en suçant la sève. Normalement, les dommages ainsi causés au maïs n'ont pas d'incidence économique. Toutefois, les dégâts indirects que ces insectes entraînent comme vecteur du spiroplasme (souche Rio Grande), du mycoplasme (souche Mesa Central), de la maladie du rabougrissement du maïs et du virus de la rayure fine du maïs, peuvent avoir de très graves conséquences économiques. L'inoculation de ces parasites aux jeunes plantules affecte gravement le développement des plantes. Elles sont rabougries et les épis produisent très peu de grains ou même pas du tout. Le spiroplasme du rabougrissement et la striure fine sont très répandus dans les régions tropicales et subtropicales du continent américain. Le mycoplasme du rabougrissement a été signalé uniquement dans les hautes terres du Mexique.

Les adultes ont une couleur paille clair, mesurent 3 mm de long, on les trouve en grand nombre dans le verticille des plantes de maïs. Les femelles injectent leurs œufs dans les nervures centrales des feuilles, ils éclosent en trois à cinq jours et les nymphes traversent cinq stades de développement avant de devenir adultes. Le cycle de vie dure quatre à cinq semaines.

INSECTES DES GRAINS AUX CHAMPS ET EN COURS DE STOCKAGE

Il existe treize espèces d'insectes qui sont adaptés à la vie dans les grains de maïs stocké, ils sont responsables de la plupart des dégâts causés aux grains de maïs aux champs et en cours de stockage commercial. Ces insectes sont considérés comme des ravageurs majeurs car ils peuvent complètement attaquer et endommager des grains intacts. Il existe en outre 175 espèces d'insectes et d'acariens qui sont normalement considérés comme ravageurs mineurs. Ils peuvent toutefois, dans des conditions particulières comme le manque d'hygiène, l'humidité élevée des grains et les fortes températures, devenir abondants et causer localement des dégâts importants.

Les treize espèces principales d'insectes du maïs en cours de stockage seront présentées dans ce chapitre dans deux sections: charançons et teignes

Charançons

Insectes du maïs en cours de stockage sont:

- Charançon du maïs, *Sitophilus zeamais* Mot.
- Charançon du riz, *Sitophilus oryzae* (L.)
- Charançon des greniers, *Sitophilus granarius* (L.)
- Petit foreur des grains, *Rhyzopertha dominica* (F.)
- Grand foreur des grains, *Prostephanus truncatus* (Horn.)
- Tribolium brun de la farine, *Tribolium confusum* (Duval.)
- Tribolium rouge de la faine, *Tribolium castaneum* (Herbst.)
- Cucujide plat des céréales, *Cryptolestes pusillus* (Schonh.)
- Cucujide roux, *Cryptolestes ferrugineous* (Steph.)
- Dermeste des grains, *Trogoderma granarium* (Everts)

Complexe des charançons du riz

Sitophilus zeamais Mot. et *Sitophilus oryzae* (L.), Coléoptères, Curculionidés. Aucun caractère extérieur ne permet de distinguer ces deux espèces à l'œil nu. Les deux espèces *S. zeamais* et *S. oryzae* qui ont des morphologies et des biologies semblables seront présentées ensemble.

Les adultes sont des charançons au corps approximativement cylindrique d'environ 4 mm de long. Ils possèdent des pièces masticatrices à l'extrémité de leur rostre ou prolongement de la tête. Leur corps est brun sombre, presque noir, avec deux légères taches claires sur chaque élytre. Les larves sont molles, charnues, blanches, sans pattes. Elles mesurent environ 3 mm quand elles sont pleinement développées.

Les femelles peuvent vivre plusieurs mois et pondre jusqu'à 400 œufs durant leur vie. Chaque œuf est déposé dans un petit trou individuel que la femelle creuse dans le grain et recouvre avec un liquide gélatineux. Après l'éclosion, les larves dévorent une partie de l'intérieur du grain, se transforment en pupe et sortent adultes. Le cycle complet peut être achevé en un mois, mais un temps froid le prolongera considérablement.

Les deux espèces peuvent infester les épis de maïs aux champs, spécialement à la suite de dégâts dus au ver de l'épi. Les deux espèces ont une distribution universelle et sont considérées comme les ravageurs des grains les plus destructifs dans le monde. Si elles ne sont pas dérangées durant un certain temps, elles peuvent détruire complètement n'importe quelle quantité de maïs stockée dans des silos et containers.

Charençon des greniers

Sitophilus granarius (L.), Coléoptère, Curculionidés. Cet insecte est moins répandu que les charançons du maïs et du riz. Son cycle et le type de dégâts causés aux grains de maïs sont semblables et on les trouve souvent dans le même container.

Les adultes sont semblables, mais un peu plus grands et plus sombres que le charançon du riz et ils ne possèdent pas de taches pâles sur leurs ailes antérieures. Un caractère distinctif de *S. granarius* est que les élytres sont en partie soudées entre elles et que les adultes ne peuvent pas voler.

Petit foreur des grains

Rhyzopertha dominica (F.), Coléoptère, Bostrichidés. Les adultes sont brun foncé, presque cylindriques et mesurent 4 mm de long avec une grosse tête penchée sous le thorax. Les antennes ont les trois segments des extrémités aplatis. Les larves complètement développées mesurent 2,5 mm de long, sont incurvées et renflées aux deux extrémités. Elles ont une tête brune et six courtes pattes.

Les larves et les adultes se nourrissent à l'intérieur des grains de maïs. La femelle pond ses œufs, de 300 à 500, dans le grain et les larves se nourrissent à l'intérieur du grain. Le cycle dure un mois en conditions favorables. Cet insecte est répandu dans le monde entier.

Grand foreur des grains

Prostephanus truncatus (Horn.), Coléoptère, Bostrichidés. Cette espèce est semblable en habitude et apparence au petit foreur des grains, excepté que l'adulte a une taille supérieure (5 mm de long) et que les élytres sont plus lisses et plus brillantes. L'hôte favori de *P. truncatus* est le maïs.

Triboliums brun et rouge de la farine

Tribolium confusum (Duval.) et *Tribolium castaneum* (Herbst.), Coléoptères, Tenebrionidés. Les adultes sont brun rougeâtre, plats, et ont un corps fin de 3 à 4 mm de long. Les larves sont minces, actives, blanc brunâtre et ont 5 mm de long. Elles ont six pattes thoraciques et un appendice fourchu distinctif à l'extrémité de l'abdomen. Les adultes des deux espèces sont très semblables et ne peuvent être distingués que par quelques caractères morphologiques, le plus visible étant la forme des antennes. Chez *T. confusum*, les antennes s'élargissent progressivement vers le sommet tandis que chez *T. castaneum* les antennes s'élargissent brutalement au sommet.

Les adultes peuvent vivre jusqu'à deux ans. Les ailes ne sont pas fonctionnelles et les *Tribolium* ne volent pas. Les femelles peuvent produire environ 1000 œufs blancs, très petits,

poisseux, qui sont pondus sur les sacs ou directement sur les aliments. Les œufs éclosent en 5 à 12 jours et les larves se développent complètement en un à trois mois. Les adultes et les larves se nourrissent de grains entiers humides (12,5 à 15 pour cent) et de grains moulus d'humidité faible.

Cucujides

Cryptolestes pusillus (Schonh.) et *Cryptolestes ferrugineous* (Steph.), Coléoptères, Cucujidés. Les adultes ont un corps plat, oblong, rouge brun; ils mesurent de 1 à 2 mm de long et ont de longues antennes fines. Les larves, qui peuvent atteindre de 3 à 5 mm, sont de couleur blanc jaunâtre. Lorsque leur développement est terminé, les larves forment un cocon à l'intérieur duquel elles se transforment en pupe.

Les adultes et les larves des deux espèces ont une morphologie et un comportement très semblables. On les distingue les uns des autres par la longueur relative de leurs antennes: celles de *C. pusillus* sont plus longues que celles de *C. ferrugineous*.

Les adultes sont souvent associés aux charançons du riz, apparemment parce qu'ils ne peuvent survivre dans des grains sains. Les minuscules œufs blancs sont déposés dans les substances farineuses. Les larves ne dévorent que les germes des grains entiers. Ceci rend ces deux espèces particulièrement nuisibles.

Dermeste des grains

Trogoderma granarium (Everts), Coloptère, Dermestidés. Cet insecte est peut-être le pire ravageur des produits stockés dans le monde. Originaire de l'Inde, il a été signalé aux Etats-Unis pour la première fois dès 1946. Il est à présent considéré comme un ravageur cosmopolite.

L'insecte adulte de forme ovale et de couleur noir brunâtre mesure 3 mm de long. Les larves sont jaune brun avec des anneaux intersegmentaires jaunes. Leur corps est couvert de longs poils bruns. La larve complètement développée peut atteindre 6 mm.

Les femelles pondent une moyenne de 90 œufs qui peuvent éclore en 3 à 14 jours. Le cycle de l'œuf à l'adulte dure 26 jours à 34°C et 220 jours à 21°C. Les adultes volent rarement et ne se nourrissent pas. Toutefois, les larves, qui se nourrissent à la fois de végétaux secs et de produits animaux, peuvent survivre normalement en se nourrissant de grains très secs (deux pour cent d'humidité). Elles peuvent résister à des températures de 44°C et peuvent vivre jusqu'à trois ans sans se nourrir.

Teigne des céréales

Sitotroga cerealella (Oliver), Lépidoptère, Géléchiidés. Cet insecte est considéré comme la pire teigne du continent américain. Elle attaque le blé, le maïs et beaucoup d'autres grains.

Les adultes sont assez gracieux, ce sont des teignes de couleur chamois avec une envergure de 12 à 18 mm. Les ailes postérieures sont uniformément gris clair avec d'épaisses franges de poils plus longs que la largeur des ailes membraneuses. L'extrémité des ailes postérieures a un prolongement en forme de pouce ou de doigt. Cette caractéristique permet de différencier *S. cerealella* des autres teignes comme la teigne indienne de la farine avec laquelle elle est souvent confondue. La larve complètement développée mesure 5 mm de long, a un corps blanc avec une tête jaunâtre. Elle a six vraies pattes et quatre paires de pseudo pattes. Les œufs sont très petits et de couleur blanc rougeâtre.

Les femelles pondent plusieurs centaines d'œufs sur les grains, isolément ou en groupe pouvant aller jusqu'à une vingtaine. La durée nécessaire à l'éclosion des œufs varie de quatre jours à quatre semaines, les larves creusent les grains pour se nourrir de l'amidon. Lorsque leur développement est terminé, elles préparent une galerie de sortie pour l'adulte, laissant un mince film transparent pour couvrir cette issue de secours. Après quoi, elles filent un cocon en soie à l'intérieur du grain dans lequel elles

se transforment en pupe. Les adultes sortent en poussant le couvercle du trou. Le stade larvaire dure de 20 à 24 jours et le cycle complet peut être achevé en cinq semaines.

Teigne indienne de la farine

Plodia interpunctella (Hübner), Lépidoptère, Pyralididés. Cet insecte ne se limite pas aux grains et produits grainetiers mais cause aussi des dégâts à une grande variété d'aliments comme les bonbons, le chocolat, les noix, le lait en poudre, les fruits secs, les insectes morts et les spécimens de musée. Ces teignes ne s'attaquent normalement qu'au vingt premiers centimètres des containers. Toutefois, cette couche superficielle sera complètement détruite et contaminée par d'épais enchevêtrements de soie mélangés à des excréments de larves et fragments de pupes.

La teigne adulte mesure de 12 à 18 mm d'envergure, la base des ailes postérieures est blanc grisâtre. La partie terminale de la tête et le corps sont brun rougeâtre. Les œufs sont minuscules et blanchâtres. La larve, blanche avec des teintes verdâtres ou rosâtres très distinctives, mesure 8 à 12 mm de long.

Les femelles peuvent pondre plus de 350 œufs, isolés ou en groupes de 12 à 30, sur les aliments des larves ou sur des objets proches. Les œufs éclosent après deux jours à deux semaines. Les larves se transforment en pupe dans des cocons de soie dont les adultes sortent en 4 à 30 jours. Le cycle complet peut durer deux semaines à deux ans (quatre à six semaines en conditions favorables).

Teigne méditerranéenne de la farine

Ephestia (= Anagasta) kühniella (Zeller), Lépidoptère, Pyralididés. Cet insecte se nourrit le plus souvent de farine mais aussi de grains entiers de blé, de maïs et d'autres grains, de son, d'aliments pour le petit-déjeuner et du pollen des ruches. Cet insecte se signale par la présence d'amas de farine enchevêtrés, contenant des petites chenilles blanc rosâtre, dans les élévateurs et les trémies. Cette teigne se rencontre dans le monde entier.

La teigne adulte mesure de 8 à 12 mm. Les ailes antérieures gris clair ont deux bandes en zigzag blanc marbré. Quand elles se reposent, ces teignes soulèvent leurs pattes antérieures, ce qui leur donne une allure caractéristique permettant d'identifier cette espèce. La larve complètement développée, qui a une couleur blanchâtre à rosâtre, peut atteindre 15 mm de long. Elle se transforme en pupe dans un cocon de soie.

Les femelles déposent leurs œufs dans les amas de farine ou d'autres aliments, dans les fissures des bâtiments ou dans les tuyaux et tamis des chaînes de nettoyage. Les œufs éclosent en trois à six jours. La larve commence immédiatement à dévider des fils de soie qui forment de petits tubes dans lesquels elle pourra vivre et se nourrir. La larve atteint son développement complet en 40 jours environ. Le stade pupe dure 8 à 12 jours et le cycle complet prend de neuf à dix semaines.

Le contrôle des insectes du maïs stocké est discuté dans le chapitre « Gestion intégrée des ravageurs».

BIBLIOGRAPHIE

Barnes, D. 1954. *Biología, ecología y distribución de las chicharritas, Dalbulus elimatus (Ball) y Dalbulus maidis (De Long W.).* Fol. Tec. No. 11. México, DF, Sec. de Agric. y Gan., Ofic. de Estudios Especiales. 112 pp.

Cotton, R.T. 1956. *Pests of stored grain and grain products.* Minneapolis, MN, USA, Burgess Publishing.

Ferrufino, A.C. 1983. Biologia y control de *Euxerta mazorca* Steyskal en maiz. Cochabamba, Bolivia, Univ. Mayor de San Simon. 94 pp. (Ing. Agr. Tesis)

Hill, D.S. 1983. *Agricultural insect pests of the tropics and their control.* New York, NY, USA, Cambridge University Press. 746 pp.

Imms, A.D. 1957. *A general textbook of entomology*. 9th ed. London, Methuen. 886 pp.

King, A.B.S. & Saunders, J.L. 1984. Las plagas invertebradas de cultivos alimenticios anuales en América Central. Londres, Agencia de Desarrollo de Ultramar (ODA).

Lindbland, C. & Druben, L. 1977. *Small farm grain storage*, vol. 3. Washington, DC, Action/Peace Corps.

Metcalf, C.F., Flint, W.P. & Metcalf, R.L. 1962. *Destructive and useful insects, their habits and control*. New York, NY, USA, McGraw Hill Book. 1087 pp.

Ortega, A.C. 1987. Insectes ravageurs du maïs, guide d'identification aux champx.México, DF, CIMMYT.

Pears, L.M. & Davidson, R.H. 1956. *Insect pests of farm, garden, and orchard*, 5th ed. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons. 661 pp.

Ramírez, G.M. 1996. *Almacenamiento y conservación de granos y semillas*. México City, Compañía Editorial Continental.

Schoenherr, W.H. & Rutledge, J.H. 1967. *Insect pests of the food industry*. IL, USA, Lauhoff Grain Company. 59 pp.

Stress abiotiques affectant le maïs

H.R. Lafitte

SÉCHERESSE

Le maïs tropical est rarement irrigué, en raison de la variabilité naturelle de la pluviométrie le stress hydrique peut survenir à n'importe quel moment du cycle de la culture. Le maïs cultivé dans les basses terres tropicales a besoin d'au moins 500 mm de précipitations bien réparties durant la saison. En pratique, le maïs est normalement cultivé dans des régions recevant de 750 à 1750 mm par an (Norman, Pearson et Searle, 1995). La gravité du stress hydrique peut être appréciée à partir de l'étendue du dessèchement du sol, de la réduction de la transpiration par rapport à l'évapotranspiration potentielle ou de l'état hydrique de la plante (tableau 11). L'impact de la période de restriction de la disponibilité en eau sur la croissance de la culture est influencé par de nombreux facteurs tels que le stade de croissance et l'histoire de la culture, la surface foliaire, le volume racinaire, le déficit de pression de vapeur atmosphérique, la température et les radiations. Il est par conséquent difficile de comparer des niveaux de sécheresse d'une année sur l'autre, même si le même niveau de stress semble se produire à un stade particulier de la croissance de la plante.

La sécheresse réduit la photosynthèse à la fois par son action sur les stomates et sur la biochimie de la plante. Le signal direct de fermeture des stomates n'est pas bien connu. Toutefois, un modèle récent faisant intervenir les signaux des hormones racinaires (acide abscissique [ABA] dans le courant du xylème), les prédictions de changement de la demande d'évaporation de la conductance des stomates et le contenu en eau de la feuille s'est montré compatible avec les observations faites sur le maïs (Tardieu et Davies, 1993). Des études génétiques sur le maïs tempéré confirment l'importance de la concentration en ABA dans le xylème sur la conductance des stomates (Lebreton et al., 1995). Dans l'étude de Lebreton, la lignée tolérante à la sécheresse avait plus de racines nodales et l'analyse des locus des caractères quantitatifs (QTL) ont associé le nombre de racine nodal au contenu en ABA du xylème.

Quand la sécheresse intervient pendant l'établissement de la culture, les plantules meurent, entraînant ainsi une réduction du nombre de plantes. La capacité de produire des talles étant limitée chez le maïs, la culture ne peut pas compenser cette faible densité même si la pluviométrie est adéquate par la suite. Le ressemis des poquets manquants n'est efficace que s'il est réalisé tôt. En effet, en raison d'un tel retard, la production des plantes ressemées sera souvent très faible. Par ses ajustements osmotiques, la plantule peut réduire l'impact de la sécheresse du début de saison permettant ainsi son alimentation continue en eau, le maintien de la turgescence et une pénétration plus profonde des racines (qui permettra l'exploitation d'un plus grand volume d'eau du sol). La sécheresse non létale pour la plante pendant la période végétative tend toutefois à ralentir le développement de la surface foliaire et à accélérer la sénescence des feuilles (photo 46).

La sécheresse aux alentours de la floraison, en limitant la formation des réserves, peut entraîner des chutes de rendement importantes. Le nombre de grains par plante peut être réduit en raison d'une pollinisation imparfaite ou de

TABLEAU 11

Importance et valeurs critiques de quelques facteurs antibiotiques affectant la croissance du maïs

Facteur	% approximatif de terres tropicales affectées[a]	Valeur critique pour la réduction de la croissance	Autres facteurs qui influent sur la valeur crtique	Bibliographie
Sécheresse	60	Evapotranspiration réélle <0,8 Evapotranspiration potentielle; 40-50% de l'humidité du sol ressuyé	Etat de croissance au moment où le stres a lieu; demande en évaporation	Doorenbos et Kassam, 1979
Acidité du sol	43	pH de 5,8	Disponibilité en éléments nutritifs, variétés	Voir bibliographie chez Duque-Vargas *et al.*, 1994
Toxicité de l'aluminium	33	45% saturation de l'aluminium	Variétes	Magnavaca et Bahia-Filho, 1993
Inondation	19	10 mg O_2 / l sol	Irradiation; Température	Meyer et Barrs, 1991
Salinité	1	1,9 mS/cm	-	Cramer, 1994

[a] surface totale, non seulement surface semée en maïs
Source: Sanchez, Nicholaides et Couto, 1997

l'arrêt de la croissance des ovules fécondés (Westgate, 1994). La croissance des soies est très sensible à l'état hydrique de la plante, la sécheresse retarde leur apparition. La sortie de la panicule et l'émission de pollen sont moins affectées, aussi les soies sorties tardivement peuvent-elles ne pas être pollinisées. Le stress hydrique chez un épi pollinisé dans les quatre jours après la sortie de ses soies conduira à l'avortement des zygotes nouvellement formés. Si la pollinisation a lieu plus tard, les soies en cours de dessèchement peuvent se montrer incapables de supporter la croissance du tube pollinique.

En cas de sécheresse, la cause la plus commune du mauvais remplissage de l'épi semble être l'avortement des ovules fécondés. L'avortement se produit apparemment parce que le flux d'assimilats en provenance de la photosynthèse vers le grain en cours de développement est insuffisant, même si des niveaux convenables de carbone réduit (C) et d'azote (N) sont présents dans les tissus végétatifs. Une réduction de l'humidité des ovaires semble affecter la capacité de chaque grain en cours de développement à se comporter comme un réservoir efficace, même si le nombre de grains par épi est réduit (Zinselmeier, Westgate et Jones, 1995).

Chez les variétés de maïs des basses terres tropicales, l'avortement des grains a lieu quand les fleurs fertilisées n'ont par atteint une masse de 1 mg un jour après l'anthèse (Edmeades, Bolaños et Lafitte, 1992). Les différences génétiques dans la tolérance des plantes à un stress hydrique au moment de la pollinisation sont associées aux variations du développement de l'épi avant la floraison. Une plus grande capacité de stockage des grains en cours de développement semble être associée au nombre de cellules de l'endosperme initiées pendant le début de la phase de croissance du grain (six à

quatorze jours après la pollinisation) et au nombre de grains d'amidon en cours de formation dans chaque cellule de l'endosperme (Jones, 1994). La sécheresse ou les températures élevées durant les stades précoces de la croissance du grain augmentent la concentration en acide abscissique de l'endosperme, ce qui peut réduire le nombre de cellules de l'endosperme et de grains d'amidon en cours de formation. Les cytokinines ont aussi un rôle important dans l'établissement de la capacité potentielle de stockage des grains, le niveau des éléments nutritifs contenus dans les tissus de la plante diminue aussi avec la sécheresse.

La sécheresse pendant le remplissage des grains, entraînera une diminution du taux et de la durée de leur remplissage, en raison de la réduction de la photosynthèse et de la sénescence des feuilles. Le stress au moment du remplissage des grains est généralement dû à un arrêt précoce des pluies. Les variétés précoces peuvent souvent échapper à un tel type de stress, toutefois, leur rendement sera plus faible que celui des variétés plus tardives lorsque la pluviométrie est bonne. La moitié des surfaces des basses terres où le stress hydrique est courant est déjà ensemencée avec des variétés précoces qui n'apportent pas une solution au problème de la sécheresse. Les stress hydriques durant la période du remplissage des grains sont un peu moins préjudiciables, ils entraînent un mauvais remplissage du grain souvent accompagné de verse. Cette verse se produit parce que des quantités trop importantes d'hydrates de carbone stockés dans les tiges ont migré vers le grain à un moment où l'activité photosynthétique est limitée par le stress hydrique.

STRESS LIÉ À UNE BASSE FERTILITÉ

Le déficit du sol en azote est presque universel sous les tropiques excepté dans les terres neuves (Sanchez, Nichomaides et Couto, 1977). Cela signifie que les besoins en azote de la culture doivent être satisfaits par l'addition d'engrais organiques ou inorganiques. Le maïs répond bien à l'azote, le manque d'azote est, après la sécheresse, la deuxième contrainte pour la production du maïs tropical. Même quand l'azote du sol est disponible, la compétition des mauvaises herbes peut conduire à un déficit en azote de la culture (photo 47). Le manque d'azote nécessaire à la formation structurelle et enzymatique des protéines a pour conséquence immédiate une réduction de la croissance des feuilles et des grains. La conversion des radiations interceptées en matière sèche est aussi affectée (voir le chapitre «Physiologie du maïs tropical»). Le premier symptôme visuel d'un déficit en azote se manifeste par une croissance réduite de l'appareil végétatif, suivi d'un jaunissement et parfois sénescence des feuilles les plus basses. Un déficit en azote à la floraison limite la capacité de stockage du grain. Si la fourniture d'azote est réduite durant le remplissage des grains, l'azote se déplace des tiges et tissus foliaires vers le grain pour maintenir le taux de croissance de celui-ci. Si la fourniture totale d'azote au grain descend au-dessous d'un certain niveau, le flux d'hydrates de carbone est aussi affecté (Below, 1997). En plus des effets directs de la disponibilité de l'azote sur la croissance et la concentration des enzymes, le déficit en azote entraîne une diminution du niveau des cytokinines et une augmentation de l'acide abscissique dans la plante (Morgan, 1990).

Bien qu'un déficit de n'importe lequel des éléments nutritifs essentiels puisse limiter la croissance du maïs, les deux déficits les plus communs sont après l'azote, ceux en phosphore (P) et en zinc (Zn). Le déficit en P est souvent observé dans les sols acides (voir ci-dessous). Une fixation de P dans des formes peu solubles est courante dans les sols tropicaux, et on estime qu'elle est une contrainte dans 36 pour cent des surfaces agricoles tropicales (Sanchez, Nicholaides et Couto, 1977). Le déficit en phosphore se manifeste par une croissance réduite, un

rougissement des feuilles et une petite taille de l'épi. Il entraîne l'apparition de bandes blanchâtres près de la base des feuilles en cours de croissance et la réduction de leur croissance.

ACIDITÉ DES SOLS ET SATURATION ÉLEVÉE DE L'ALUMINIUM

Les sols acides représentent environ 43 pour cent des surfaces tropicales. Ils sont caractérisés par une toxicité de certains minéraux, comme l'aluminium (Al), le manganèse (Mn).et déficits en calcium (Ca) et magnésium (Mg). Sur 80 pour cent des sols acides tropicaux, la croissance des plantes est limitée par la toxicité de l'aluminium, c'est-à-dire une saturation de l'aluminium supérieure à 60 pour cent (Sanchez, Nicholaides et Couto. 1977). A ce niveau de Al, la croissance racinaire est retardée et le fonctionnement des racines réduit, ce qui ajoute le stress hydrique à l'effet direct de la toxicité minérale. La base moléculaire des dégâts causés par l'aluminium n'est pas claire. Quelques plantes tolérantes à l'aluminium rejettent Al, alors que d'autre l'accumulent (Blum, 1988). Dans les sols acides avec un niveau faible d'aluminium, le principal effet de l'acidité est de rendre certains nutriments, en particulier P, non disponibles pour la plante, entraînant ainsi une croissance réduite et une mauvaise formation de l'épi.

Environ 8 millions d'hectares de maïs tropicaux sont produits sur des sols acides (Duque-Vargas *et al.*, 1994). Des surfaces importantes de sols acides potentiellement cultivables existent en particulier en Amérique du Sud. Le chaulage peut souvent corriger une acidité des couches superficielles du sol. Les variétés tolérantes à l'acidité des sols permettraient, aux agriculteurs qui ont des ressources limitées ou qui vivent dans des régions où il est difficile de se procurer de la chaux, d'augmenter la productivité du maïs en l'absence d'amendement ou de réduire le niveau d'amendement nécessaire. D'autre part, il est difficile de modifier par chaulage le pH des sous-sols acides, courant sous les tropiques. Les variétés tolérantes à l'acidité du sous-sol pourraient développer leurs racines à une plus grande profondeur, réduisant ainsi l'incidence des déficits en eau pour permettre une production rentable de maïs dans ces régions.

TEMPÉRATURE

Le maïs est cultivé sous les tropiques dans trois types d'environnements: les basses terres, les terres de moyenne altitude et les hautes terres. Bien que désignés d'après leurs altitudes, le facteur abiotique qui les distingue est la température. Le maïs des hautes terres est caractérisé par son aptitude à croître et à se développer à des températures plus basses que les variétés adaptées aux régions de basses terres ou d'altitude moyenne. La température optimum pour le développement du maïs tropical dans les basses terres et moyenne altitude est d'environ 30° à 34°C ; elle est d'environ 21°C pour les hautes terres (Ellis *et al.*, 1992). Dans un environnement chaud, les variétés de hautes terres arrivent à floraison à peu près en même temps que les variétés des basses terres; elles fleurissent approximativement quatre semaines plus tôt dans les hautes terres froides (tableau 12). La réponse thermique du maïs de moyenne altitude semble être assez semblable à celle des variétés des basses terres; ces types de maïs diffèrent principalement par leur réaction à certaines maladies. Les températures en dehors de la plage d'adaptation des variétés peuvent avoir des effets négatifs sur la photosynthèse, la translocation, la fertilité des fleurs, la pollinisation et d'autres aspects du métabolisme.

Même quand les températures ne sont pas suffisamment extrêmes pour causer des dégâts physiologiques, la plante peut passer une grande partie de la journée en dehors de la plage la plus favorable à sa croissance. On a suggéré que les différentes espèces, et peut-être les différentes variétés à l'intérieur d'une espèce, peuvent avoir des isozymes qui fonctionnent d'une façon optimale dans une plage relativement étroite de températures.

TABLEAU 12

Jours à la floraison, rendement grain et indice de récolte variétés[a] de hautes et basses terres cultivées au Mexique dans cinq environnements avec des températures différentes

Lieu	Température moyenne(°C)	Variétés	Jours à la floraison	Rendement tonnes/ha	Indice de récolte
Batán 1993	16,7	Hautes terres	80	5,1	0,38
		Basses terres	106	4,7	0,33
Batán 1989	16,8	Hautes terres	75	4,2	0,29
		Basses terres	104	2,7	0,20
Tierra baja	17,6	Hautes terres	na	1,7	0,22
		Basses terres	na	7,2	0,41
Tlaltizapán	24,6	Hautes terres	57	0,4	0,08
		Basses terres	59	8,4	0,48
Poza Rica	27,8	Hautes terres	56	0,1	0,03
		Basses terres	55	5,7	0,47

[a]les variétés des terres hautes sont H-32 et Across 8201. Les variétés des basses terres sont des variétés expérimentales du CIMMYT, Populations 21, 26 et 28

Source: Lafitte et Edmeades, 1996.

Ceci pourrait avoir une action: la productivité dans les différents environnements (Burke , Mahan et Hatfield, 1988). Par exemple, chez le maïs tempéré, la synthétase, enzyme soluble de l'amidon, semble avoir une plage assez étroite (25° à 30°C) pour son fonctionnement optimal (Keeling *et al.*, 1994). L'hypothèse selon laquelle les propriétés d'une enzyme thermique pourraient fournir une base moléculaire pour la réponse différenciée des variétés à la température, est séduisante. Cette hypothèse est corroborée par le fait que la plage thermique de fonctionnement des enzymes pour quelques cultures coïncide avec la plage de températures pour la fluorescence maximum de la chlorophylle (Burke, 1990). Une étude sur les variétés des hautes terres et des basses terres montra que l'estimation de la plage thermique des enzymes, qui est basée sur les valeurs apparentes de Km[1] pour les principales enzymes, peut être perturbée par les conditions de l'analyse (Turner, Pollock et Edmeades, 1994). Cette question de la variation de la température optimale de l'activité enzymatique pour la détermination de l'adaptation d'une culture nécessite des recherches supplémentaires.

D'autres travaux sur le maïs montrent que les caractéristiques des membranes sont un facteur important pour la détermination du rendement potentiel dans une plage assez étroite de températures. Il a été clairement démontré que la stabilité thermique des membranes sous des conditions de températures extrêmes confère une tolérance à la chaleur ou au froid. Des études plus récentes ont montré que, chez le maïs tempéré, même des températures nocturnes modérément froides peuvent avoir des conséquences sur la photosynthèse du jour suivant (Tollenaar, McCullough et Dwyer, 1993). Les différences de productivité entre les maïs tropicaux des hautes terres et ceux des basses terres semblent être plus liées au mode de répartition de la matière sèche (tableau 12) qu'à des différences de photosynthèse en milieu de journée ou de

[1] La constante de Michaelis est égale à la concentration de substrat qui produit une vitesse de réaction égale à la moitié de la vitesse maximum

fluorescence chlorophyllienne. Toutefois, les petites différences journalières observées pour ces paramètres pourraient s'avérer importantes accumulées sur toute une saison ou si elles ont une incidence sur le flux d'assimilats à des stades critiques de la croissance comme la floraison (Lafitte et Edmeades, 1996).

En plus de l'influence de la température sur le taux du métabolisme, la température représente une limitation cachée du rendement potentiel dans beaucoup de régions tropicales. Les différences de rendement dans les différents environnements peuvent largement être expliquées par la durée de la culture. Plus le cycle de vie de la culture est long, plus la quantité de radiations interceptées est importante. Dans les régions tempérées avec des jours longs et des nuits relativement fraîches, les rendements potentiels des cultures sont considérablement plus élevés que sous les tropiques. Dans les basses terres tropicales, les températures nocturnes élevées hâtent le développement. D'autre part, les jours comparativement plus courts et les conditions nuageuses qui prévalent généralement durant la saison des pluies se combinent pour limiter la production des cultures. On a pu observer, dans le cas d'une production de maïs au Kenya, une relation très étroite entre le nombre de grains à la récolte et le taux de croissance de la partie aérienne par unité de somme de température (Norman, Pearson et Searle, 1995). Dans cette étude, le taux de croissance par unité de somme de température était lié à la radiation par unité thermique de temps.

La quantité de chaleur accumulée par jour est plus importante les années chaudes, mais la quantité de radiation absorbée par jour (moyenne sur une saison complète) est peu affectée par la température. Il s'ensuit que les saisons avec des températures au-dessus de la moyenne seront souvent caractérisées par un rendement au-dessous de la moyenne. On estime que pour une céréale en C_4 comme le maïs, le rendement maximum se produit avec une température moyenne d'environ 20° à 22°C (Squire, 1990). A des températures plus élevées, les radiations sont utilisées par la photosynthèse un peu plus efficacement, mais la durée du couvert végétal de la culture (le temps disponible pour absorber les radiations) est réduite.

Alors qu'il existe chez le maïs une réponse générale du taux de développement à la température, la variation génétique pour la maturité est très importante. Ceci a été incorporé dans des modèles de réponse des plantes à la température sous la forme de coefficients spécifiques par variété, déterminés empiriquement. Des études concernant un segment de chromosome spécifique associé à la précocité pourraient conduire à une meilleure compréhension du développement de la culture et à la possibilité de dissocier la durée de la culture de la température (Phillips, 1992).

Températures élevées

Le maïs cultivé dans les basses terres tropicales doit souvent subir des températures de l'air dépassant l'optimum. Une transpiration normale du couvert végétal permet de maintenir la température de la feuille à 1° ou 2°C en dessous de la température de l'air, évitant ainsi des dégâts aux tissus. Si la transpiration est réduite en raison de fermeture partielle des stomates, la température de la feuille peut monter de 3° à 6°C au-dessus de la température de l'air. Avec une fermeture complète des stomates, la température de la feuille peut dépasser de 10°C celle de l'air (Squire, 1990). Probablement en raison des dégâts causés aux membranes (photoinhibition), la photosynthèse est réduite lorsque la température des feuilles est supérieure à 40°C, les dégâts sont plus importants si les radiations sont élevées. Les dégâts, d'abord réversibles, deviennent irréversibles si l'élévation de température dure longtemps ou si la température de la feuille dépasse 45°C ; la mort des tissus intervient dans les cas extrêmes. Les températures élevées subies par le maïs tropical aux champs peuvent également avoir des effets sur les racines. Des températures des racines supérieures à 45°C

dans les premiers 10 cm du sol ne sont pas rares en début de saison en régions semi-arides. Ces températures élevées peuvent affecter la production d'hormones racinaires (particulièrement l'acide abscissique et les cytokinines), limiter le développement des chloroplastes et réduire l'activité photosynthétique dans les parties aériennes (Paulsen, 1944).

Les températures dépassant de 10°C l'optimum pour le fonctionnement des tissus aboutissent à la production de *protéines de coup de chaleur*. Ces protéines, dont la synthèse est déclenchée par un signal environnemental spécifique, semblent être liées à la capacité de la plante de tolérer des températures élevées; elles font l'objet d'études approfondies. Les *protéines de coup de chaleur*, qui semblent être plus qu'une simple curiosité de laboratoire, se produisent aux champs chez un certain nombre d'espèces (Pollock *et al.*, 1993). Leurs fonctions ne sont pas claires, mais elles pourraient être liées à la protection des membranes et des enzymes. On a trouvé chez le maïs des variations génétiques pour la production des *protéines de coup de chaleur*; elles sont associées à des tolérances thermiques acquises (Jorgensen et Nguyen, 1995).

Les températures élevées, en réduisant la viabilité du pollen à partir de 35°C, ont un effet direct sur la pollinisation du maïs (Westgate, 1994). Toutefois, comme l'émission du pollen a lieu tôt dans la journée, les températures sont généralement inférieures à 35°C. Si les températures matinales élevées sont associées à des humidités relatives très basses, la viabilité du pollen peut être réduite et la formation des grains affectée. Une disponibilité en grains de pollen viables réduite de plus de 80 pour cent peut entraîner des baisses de rendement. Les fleurs de maïs sont moins sensibles à la température, elles forment des grains normaux et viables après un prétraitement à 40°C.

Les températures élevées après la floraison augmentent le taux de remplissage des grains et en réduisent la durée. Malheureusement, l'effet des températures est généralement plus important pour le développement (durée du remplissage) que pour la croissance (taux de remplissage), aussi le rendement est-il d'ordinaire réduit par les hautes températures après la floraison. Toutefois, dans de nombreux cas, les températures élevées aux champs sont associées à des périodes de faible pluviométrie, les effets des températures sont alors confondus avec ceux de la sécheresse. Des températures élevées variant de 25° à 32°C pendant le remplissage du grain, ont été sans action sur le rendement dans une étude où l'approvisionnement en eau et les radiations sont demeurés plus ou moins constants (Muchow, 1990). Il semble qu'il y ait un effet direct des très hautes températures qui ne soit pas associé avec la durée du couvert végétal: à 35°C la durée du remplissage des grains est réduite (Paulsen, 1994).

Basses températures

Le maïs est une culture sensible au froid. Il est, selon les variétés, endommagé par l'exposition à des températures de 0° à 10°C à la lumière et par des températures de 10° à 15°C en lumière vive. Les températures basses ont des effets à la fois sur la production d'enzymes et sur les propriétés des membranes. Ces effets se manifestent par une réduction de la photosynthèse, de la croissance, et de l'absorption d'eau et d'éléments nutritifs (Miedema, 1982). Les températures entre 0° et 10°C peuvent aussi entraîner un développement anormal des racines et la perte de turgescence (Aloni et Griffith, 1991).

Les basses températures sont courantes chez le maïs des hautes terres tropicales, elles définissent en fait cet environnement (Eagles et Lothrop, 1994). Des températures de 0° à 6°C sont fréquentes en début de saison. Des températures gélives (au-dessous de 0°C) peuvent se produire à n'importe quel moment dans les régions très élevées, elles peuvent être problématiques pendant la fin du remplissage du grain. Le maïs cultivé en moyenne altitude

ou dans les basses terres pendant l'hiver peut aussi subir des dégâts dus au froid. L'augmentation des surfaces en maïs d'hiver semées en Asie du Sud et du Sud-Est peut avoir pour conséquence un impact plus important de ce type de stress dans l'avenir. Dans le delta de la rivière Rouge au Vietnam, le maïs est une culture d'hiver transplantée dans les rizières après la culture du riz (Uy et Quoc, 1988; Uy, 1996). Les températures mensuelles moyennes dans ce système de culture varient de 16° à 27°C et la culture est de plus partiellement inondée. Une température moyenne inférieure à 15°C réduit le rendement en grain des variétés de maïs des basses terres à moins de 1 tonne/ha, tandis qu'une variété des hautes terres bien adaptée aura un rendement de plus de 4 tonnes/ha (tableau 12; Lafitte et Edmeades, 1996). Des températures moyennes de plus de 25°C ont un effet inverse, d'autres études confirment que les variétés des hautes terres ont de mauvais résultats quand les températures journalières maximums dépassent fréquemment 30°C. Une température moyenne saisonnière supérieure à 16,5°C permet d'obtenir certaines années (mais pas tout le temps) de bons résultats à la fois des variétés des hautes terres et de celles des basses terres. La température à un stade clé du développement peut être très importante. Les variétés des hautes terres ont la capacité de continuer le remplissage de leurs grains à des températures plus basses (Eagles et Lothrop, 1994). Ce fait est cohérent avec la réponse de l'indice de récolte à la température observée chez un grand nombre de variétés tropicales.

A l'adaptation biochimique aux basses températures, le maïs tropical des hautes terres ajoute une adaptation morphologique qui lui permet de conserver la chaleur (photo 48). Les tiges sont pubescentes et les feuilles épaisses. Les tiges et les spathes contiennent un niveau élevé d'anthocyanes, la coloration rougeâtre est associée à une température plus élevée des tiges (Eagles et Lothrop, 1994). Ces caractéristiques morphologiques ne se rencontrent pas chez les maïs tempérés.

La photosynthèse est directement affectée par les basses températures, particulièrement en présence de lumière vive. Le seuil des dégâts irréversibles pour le système photosynthétique est d'un jour et demi à 10°C pour les maïs tempérés en lumière vive (Miedema, 1982). Ces conditions se trouvent rarement dans les régions tropicales. Les basses températures nocturnes ont plus d'incidence par leurs effets réversibles sur le système photosynthétique. Les nouveaux hybrides tempérés du Canada récupèrent leur activité synthétique plus rapidement après une période de froid que les anciens hybrides. Ce phénomène pourrait être dû à une élimination plus efficace des radicaux libres formés par les dégâts à la membrane (Tollenaar, McCullough et Dwyer, 1993). Des différences semblables pourraient être remarquées entre les variétés des hautes terres et celles des basses terres. Comme dans le cas des températures élevées, les dommages sur le système photosynthétique semblent être causés par des effets sur les propriétés des membranes.

Le froid affecte aussi la translocation. Chez les espèces sensibles au froid, comme chez les variétés de maïs des basses terres, le processus de translocation diminue au-dessous de 10°C. Des translocations réduites d'hydrate de carbone durant la période d'obscurité conduisent à une accumulation d'amidon dans les chloroplastes, ce qui apparemment réduirait la photosynthèse. Cette explication est peut-être simpliste, puisque à la fois les sources et les lieux de dépôts sont clairement affectés par les basses températures (Wardlaw, 1993).

On n'a pas remarqué que les basses températures pouvaient avoir un effet direct sur la pollinisation ou la formation du grain. Dans une étude, les indices de récolte de variétés inadaptées cultivées dans les hautes terres froides tropicales se sont montrés plus sensibles à la température qu'à la production de biomasse, indiquant que la température

pouvait réduire l'accumulation des éléments nutritifs dans le grain (tableau 12). Il est rare que les variétés de maïs tropical adaptées aient à souffrir de températures basses au milieu de leur saison de culture.

INONDATION

Les mauvais drainages limitent la culture dans 19 pour cent des terres tropicales (Sanchez, Nicholaides et Couto, 1977). Le maïs est sujet à un excès d'humidité dans les régions où le sol est maintenu au-dessus de sa capacité de rétention pendant de longues périodes, ce qui a pour effet de réduire l'arrivée d'oxygène aux racines. Cette situation a lieu dans les sols lourds avec un drainage inadéquat. En Asie et Amérique du Sud, la culture du maïs en rotation après le riz est économiquement rentable. L'asphyxie est un problème courant de ces systèmes de culture où la semelle de labour réduit les mouvements verticaux de l'eau (Carangal, 1988). Les parties aériennes peuvent être affectées par l'excès d'humidité quand de fortes pluies se produisent à la floraison et lorsque l'émission de pollen est interrompue, mais l'effet le plus courant de l'excès d'humidité touche le système racinaire.

L'inondation entraîne la fermeture des stomates, une croissance réduite, la chlorose, la croissance réduite et la mort des racines. L'inondation semble réduire la circulation de l'eau dans les racines. Les températures élevées et les radiations fortes pendant l'inondation accentuent les effets de stress sur la culture, probablement en induisant des stress hydriques. Les dégâts directs sur le système racinaire se produisent en raison de l'accumulation des produits toxiques de la respiration anaérobique. L'acide lactique est le premier élément formé, le changement de pH qui en résulte favorise rapidement la production d'acétaldéhyde, qui est converti en éthanol par l'activité de l'alcool déshydrogénase (voir les références chez Sachs, Subbaiah et Saab, 1996). Le maïs réagit immédiatement à l'anoxie par la production d'aerenchyme et de racines adventives, et par l'élongation des entre-nœuds les plus bas. Ces adaptations permettent la diffusion de l'oxygène aux racines et facilitent la survie à des inondations de courtes durées.

L'inondation est aussi responsable de l'accumulation d'acide abscissique et d'auxine, et de la diminution du niveau de cytokinines et d'acide gibbérellique. Ces changements hormonaux, et les changements des activités biochimiques qui les accompagnent ont été abondamment étudiés. L'inondation est accompagnée d'une diminution de l'absorption d'éléments nutritifs. L'absorption d'azote par le maïs est réduite en raison d'une rapide dénitrification du nitrate après 48 heures seulement d'inondation. Dans certains cas, des applications d'azote à forte dose peuvent compenser les effets de l'inondation. Dans le cas du potassium, son absorption est réduite en raison de l'effet direct de l'anoxie sur l'absorption et la translocation chez le maïs (Singh et Ghildyal, 1980).

L'inondation peut aussi se produire après le semis et les semences doivent alors germer en conditions d'anaérobie. Les mécanismes de tolérance à l'inondation pendant la germination et l'émergence de la plantule sont différents de ceux fonctionnant chez les plantes autotrophes, ils semblent dépendre d'un contrôle génétique différent (Van Toai, Fausay et McDonald, 1988).

SALINITÉ

Le maïs est très sensible à la salinité et on observe une réduction de croissance de 10 pour cent dans les sols où la conductivité électrique dépasse 2,5 mS/cm. On estime que le seuil de réduction de croissance est approximativement de 1,7 mS/cm (Cramer, 1994). La salinité se rencontre le plus souvent dans les terres irriguées. Les surfaces concernées sont faibles (environ 5 pour cent des terres tropicales) comparées à celles affectées par les autres facteurs abiotiques.

Le premier symptôme est le flétrissement, la plante souffre d'une «sécheresse physiologique»

(l'eau ne peut se déplacer du sol vers les racines contre le gradient de potentiel osmotique). D'autre part, la salinité réduit la conductivité hydraulique des racines. Des dégâts durables peuvent se produire en raison de l'accumulation dans la plante de niveaux toxiques d'ions; toutefois, l'existence d'effets toxiques d'ions spécifiques (plutôt qu'un effet général du soluté) reste controversée. (Blum, 1988; Shalhevet, 1993). Dès la présence de NaCl, le calcium quitte les membranes, les plantes sont plus sensibles au sel lorsque le niveau de calcium est faible (Cramer, 1994). L'élongation des feuilles est immédiatement inhibée, l'acide abscissique s'accumule dans les zones de croissance des feuilles. Il ne semble pas qu'il y ait un effet direct du sel sur la photosynthèse qui puisse entraîner une réduction de l'expansion des feuilles. Avec le temps, un ajustement se fait et la plante accumule les ions de potassium, sodium et chlore. Les variétés tolérantes au sel tendent à moins accumuler Na, probablement en raison de différences de sélectivité des ions de la part des membranes cellulaires.

Saneoka *et al.*, 1995, ont créé des lignées tempérées presque isogéniques, différant par le taux d'accumulation de matière sèche et l'expansion foliaire dans des conditions de salinité. Chez ces lignées, la tolérance était associée à un ajustement osmotique par la production de glycine bétaïne, gouvernée semble-t-il par un seul gène.

BIBLIOGRAPHIE

Aloni, R. & Griffith, M. 1991. Xylem in the root:shoot junction of cereals. *Planta*, 184: 123-129.

Below, F.E. 1997. Growth and productivity of maize under nitrogen stress. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Blum, A. 1988. *Plant breeding for stress environments*. Boca Raton, FL, USA, CRC Press. 222 pp.

Burke, J.J. 1990. Variation among species in the temperature dependence of the reappearance of variable fluorescence following illumination. *Plant Physiol.*, 93: 652-656.

Burke, J.J., Mahan, J.R. & Hatfield, J.L. 1988. Crop-specific thermal kinetic windows in relation to wheat and cotton biomass production. *Agron. J.*, 80: 553-556.

Carangal, V.R. 1988. Maize in rice-based cropping systems. *In* C. De Leon, G. Granados & R.N. Wedderburn, eds. *Proc. 3rd Asian Reg. Maize Workshop*, Kunming, PR, China, 8-15 Jun. 1988, p. 119-140. Mexico, DF, CIMMYT.

Cramer, G.R. 1994. Response of maize (*Zea mays* L.) to salinity. *In* M. Pessarakli, ed. *Handbook of plant and soil stresses*, p. 449-459. New York, NY, USA, M. Dekker.

Doorenbos, J. & Kassam, A.H. 1979. *Yield response to water.* FAO Irrigation and Drainage Paper 33. Rome, FAO.

Duque-Vargas, J., Pandey, S., Granados, G., Ceballos, H. & Knapp, E. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sci.*, 34: 50-54.

Eagles, H.A. & Lothrop, J.E. 1994. Highland maize from Central Mexico - its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Sci.*, 34: 11-19.

Edmeades, G.O., Bolaños, J. & Lafitte, H.R. 1992. Progress in breeding for drought tolerance in maize. *In* D. Wilkinson, ed. *Proc. 47th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, Chicago, Illinois, Dec. 1992, p. 93-111. Washington, DC, ASTA.

Ellis, R.H., Summerfield, R.J., Edmeades, G.O. & Roberts, E.H. 1992. Photoperiod, temperature, and the interval from sowing to tassel initiation in diverse cultivars of maize. *Crop Sci.*, 32: 1225-1232.

Jones, R.J. 1994. Intrinsic factors regulating seed development. *In* K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen, eds. *Physiology and determination of crop yield,* p. 149-152. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Jorgensen, J.A. & Nguyen, H.T. 1995. Genetic analysis of heat shock proteins in maize. *Theor. Appl. Genet.,* 91: 38-46.

Keeling, P.L., Banisadr, R., Barone, L., Wasserman, B.P. & Singletary, G.W. 1994. Effect of temperature on enzymes in the pathway of starch biosynthesis in developing wheat and maize grain. *Austr. J. Plant Physiol.,* 21: 807-827.

Lafitte, H.R. & Edmeades, G.O. 1996. Temperature effects on radiation use and biomass partitioning in diverse tropical maize cultivars. *Field Crops Res.* (in press).

Lebreton, C., Lazic-Jancic, V., Steed, A., Pekic, S. & Quarrie, S.A. 1995. Identification of QTL or drought responses in maize and their use in testing causal relationships between traits. *J. Exp. Bot.,* 46: 853-865.

Magnavaca, R. & Bahia-Filho, A.F.C. 1993. Success in maize acid soil tolerance. In *Proc. Workshop on Adaptation of Plants to Soil Stresses,* University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, 1-4 Aug. 1993, p. 209-220. Lincoln, NE, USA, INTSORMIL.

Meyer, W.S. & Barrs, H.D. 1991. Roots in irrigated clay soils: measurement techniques and responses to root zone conditions. *Irrigation Sci.,* 12: 125-134.

Miedema, P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays*. *Adv. Agron.,* 35: 93-129.

Morgan, P.W. 1990. Effects of abiotic stresses on plant hormone systems. *In* R.G. Alscher & J.R. Cumming, eds. *Stress responses in plants: adaptation and acclimation mechanisms. Plant Biology,* vol. 12, p. 113-146. New York, NY, USA, Wiley-Liss.

Muchow, R.C. 1990. Effect of high temperature on grain-growth in field-grown maize. *Field Crops Res.,* 23: 145-158.

Norman, M.J.T., Pearson, C.J. & Searle, P.G.E. 1995. *The ecology of tropical food crops.* New York, NY, USA, Cambridge University Press. 430 pp.

Paulsen, G.M. 1994. High temperature responses of crop plants. *In* K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen, eds. *Physiology and determination of crop yield,* p. 365-389. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Phillips, R.L. 1992. Genetic dissection of maturity using RFLPs. *In* D. Wilkinson, ed. *Proc. 47th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* Chicago, Illinois, Dec. 1992. Washington, DC, ASTA.

Pollock, C.J., Eagles, C.F., Howarth, C.J., Schunmann, P.H.D. & Stoddard, J.L. 1993. Temperature stress. *In* L. Fowden, T. Mansfield & J. Stoddart, eds. *Plant adaptation to environmental stress,* p. 109-132. New York, NY, USA, Chapman-Hall.

Sachs, M.M., Subbaiah, C.C. & Saab, I.N. 1996. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. *J. Exp. Bot.,* 47: 1-15.

Sánchez, P.A., Nicholaides, J.J., III & Couto, W. 1977. Physical and chemical constraints to food production in the tropics. *In* G. Bixler & L.W. Shenilt, eds. *Chemistry and world food supplies: the new frontiers,* CHEMRAWN II, p. 89-105. Los Baños, Philippines, IRRI.

Saneoka, H., Nagasaka, C., Hahn, D.T., Yang, W.J., Premachandra, G.S., Joly, R.J. & Rhodes, D. 1995. Salt tolerance of glycinebetaine-deficient and -containing maize lines. *Plant Physiol.,* 107: 631-638.

Shalhevet, M. 1993. Plants under salt and water stress. *In* L. Fowden, T. Mansfield & J. Stoddart, eds. *Plant adaptation to environmental stress,* p. 133-154. New York, NY, USA, Chapman-Hall.

Singh, R. & Ghildyal, B.P. 1980. Soil submergence effects on nutrient uptake,

growth, and yield of five corn cultivars. *Agron. J.*, 72: 737-741.

Squire, G.R. 1990. *The physiology of tropical crop production.* Oxon, UK, CAB International. 236 pp.

Tardieu, F. & Davies, W.J. 1993. Root-shoot communication and whole-plant regulation of water flux. *In* J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds. *Water deficits - plant responses from cell to community,* p. 147-162. Oxford, UK, BIOS Scientific Publishers.

Tollenaar, M., McCullough, D.E. & Dwyer, L.M. 1993. Physiological basis of the genetic improvement of corn. *In* G.A. Slafer, ed. *Genetic improvement of field crops,* p. 183-236. New York, NY, USA, M. Dekker.

Turner, L.B., Pollock, C.J. & Edmeades, G.O. 1994. Thermal kinetics of glutathione reductase and their relation to thermotolerance in diverse cultivars of maize. *Ann. Bot.*, 74: 245-250.

Uy, T.H. 1996. *Transplanting maize on wetland: a technical manual based on a successful case-study in Viet Nam.* Rome, FAO.

Uy, T.H. & Quoc, D.H. 1988. *In* C. De Leon, G. Granados & R.N. Wedderburn, eds. *Proc. 3rd Asian Reg. Maize Workshop,* Kunming, PR, China, 8-15 Jun. 1988, p. 175-185. Mexico, DF, CIMMYT.

Van Toai, T.T., Fausey, N.R. & McDonald, M.B., Jr. 1988. Oxygen requirements for germination and growth of flood-susceptible and flood-tolerant corn lines. *Crop Sci.*, 28: 79-83.

Wardlaw, I.F. 1993. Temperature effects on source-sink relationships: a review. *In* G. Kuo, ed. *Adaptation of Food Crops to Temperature and Water Stress. Proc. Int. Symp.*, Taiwan, Province of China, 13-18 Aug. 1992. Taipei, Taiwan, Province of China, Asian Vegetable Research and Development Center.

Westgate, M.E. 1994. Seed formation in maize during drought. *In* K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen, eds. *Physiology and determination of crop yield,* p. 361-364. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Zinselmeier, C., Westgate, M.E. & Jones, R.J. 1995. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. *Crop Sci.*, 35: 158-163.

Ressources génétiques

R.L. Paliwal

Le maïs (*Zea mays* L.) est une espèce unique de par: (i) la grande variabilité génétique des caractéristiques de sa plante, de l'épi et du grain; (ii) son adaptation à une grande diversité d'environnements; (iii) sa résistance aux maladies et aux insectes; (iv) sa tolérance à un certain nombre de stress environnementaux; (v) la grande variété des produits fabriqués à partir de sa plante; et (vi) ses utilisations alimentaires variées. Le maïs est apparu entre 8000 et 5000 avant J.-C. (voir chapitre «Introduction au maïs et à son importance»). Son évolution s'est faite à la fois par sélection naturelle, par sélection dirigée par les agriculteurs pendant des milliers d'années et par des sélectionneurs professionnels depuis environ 150 ans. Il existe encore une continuité entre les types de plantes sauvages, les races primitives, les variétés locales plus avancées, les variétés améliorées et maintenues pendant des générations par les agriculteurs, les variétés en pollinisation libre à large base génétique sélectionnées par des professionnels et enfin les différents types d'hybrides (depuis les hybrides variétaux jusqu'aux hybrides simples, à base génétique étroite, adaptés à des situations et utilisations précises).

La plupart des sélectionneurs-maïs pensent que sa variabilité génétique est suffisante pour permettre l'amélioration de la majorité de ses caractères. Pour cette raison ils délaissent la variabilité provenant de ressources génétiques en dehors de leurs propres pépinières: la tendance générale est à l'utilisation du germplasm disponible en circuit fermé. Nass, Pellicano et Valois (1994) ont mené des enquêtes parmi les sélectionneurs-maïs et soja du Brésil, pour étudier l'utilisation des banques de germplasms et des sources de variabilité dans les programmes de sélection. Ils ont trouvé que les sélectionneurs-soja, espèce autogamme, utilisaient régulièrement les banques de germplasms. Les sélectionneurs-maïs y avaient, quant à eux, très peu recours. Leur propre matériel génétique et les échanges qu'ils pouvaient faire entre eux, représentaient pour ces sélectionneurs la principale source de variabilité génétique. La situation ne semble pas être très différente aujourd'hui, même pour les gros programmes de sélection des Etats-Unis. Goodman (1985) a montré que 4 pour cent seulement des surfaces en maïs des USA étaient ensemencées avec des variétés contenant une proportion très limitée (10 à 20 pour cent) de germplasm non américain dans leurs pedigrees. Néanmoins, les professionnels comprennent de plus en plus la nécessité d'élargir la variabilité génétique pour assurer une productivité durable. De la même façon, ils réalisent l'importance de conserver les ressources génétiques pour les futurs utilisateurs du XXIe siècle et au-delà. Un consensus permettant de reconnaître la nécessité pour les sélectionneurs d'utiliser au mieux les ressources génétiques a résulté des discussions d'un comité de la Conférence internationale sur les cultures, qui s'est tenu à Ames, dans l'état de l'Iowa aux Etats-Unis (Williams et Duvick, 1993),. A cet effet, les programmes de ressources génétiques ont besoin de forger des liens plus étroits avec les sélectionneurs et les biotechnologistes pour utiliser plus efficacement de nouvelles ressources génétiques. Une meilleure connaissance et une meilleure compréhension des ressources génétiques du maïs – utilité et disponibilité – permettraient d'accélérer ce développement de façon efficace. Les ressources génétiques qui peuvent être utilisées pour l'amélioration du maïs sont

regroupées en sept classes principales. Notre propos n'est pas ici de dresser ici une liste exhaustive des ressources génétiques disponibles mais plutôt de donner un aperçu de l'étendue de celles qui pourraient être utilisées pour l'amélioration du maïs. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) traitèrent en détail le sujet des ressources génétiques du maïs et donnèrent une liste de germplasms et de sources de variabilité existantes. Nous nous bornerons à donner ici quelques exemples de germplasms spécifiques.

MAYDÉS ET ANDROPOGONÉS

Les genres apparentés utiles comme source de résistance au stress naturel comprennent la tribu des Maydés orientales (voir les chapitres «Introduction au maïs et à son importance» et «Origine, évolution et diffusion du maïs») et les graminées de la tribu des Andropogonés, c'est-à-dire le sorgho. Il n'a pas été possible, à ce jour, de croiser le maïs avec un quelconque genre de ces deux classes. Seuls Harda *et al.* (1954) et Harda, Umekage et Nakazima (1955) signalèrent des croisements entre *Coix* (Maydés orientales) et le maïs. Koul et Paliwal (1964), Venkateswarlu et Chaganti (1973), Venkateswarlu, Chaganti et Rao (1976), Jain et Banerjee (1974) et Arora et Nayar (1986), ont fait état d'une nouvelle diversité chez certains genres parmi les Maydés orientales, particulièrement chez le genre *Coix*. Les Maydés orientales existent dans leur milieu naturel et sont aussi maintenues *ex situ* dans certaines banques de germplasms (NBPGR, Inde; NIAS, Japon). Quelques gènes intéressants des Maydés orientales et des Andropogonés pourraient être transférés au maïs avec les outils biotechnologiques dont les sélectionneurs disposent aujourd'hui. L'analyse des marqueurs moléculaires a mis en évidence de grandes ressemblances entre les différentes espèces de graminées. Les analyses de génétique moléculaire ont montré qu'il existait des liens entre le maïs, le riz, le sorgho et le blé (Paterson *et al.*, 1995). Les échanges génétiques entre le maïs et les autres genres pourraient devenir plus fréquents dans le futur.

PARENTS SAUVAGES DU MAÏS EN AMÉRIQUE CENTRALE

Les gènes de téosinte ont été introduits chez le maïs pendant sa phase d'évolution et de domestication (voir chapitre «Origine, évolution et diffusion du maïs»; Galinat, 1988, 1992, 1995; Wilkes, 1977, 1985, 1989). D'autre part, les barrières génétiques existant chez certaines races de téosinte empêchent leurs croisements avec le maïs (Kermicle et Allen, 1990). Les téosintes pérennes et annuels représentent un réservoir de caractères intéressants pour améliorer d'une façon durable, aujourd'hui et demain, la productivité du maïs. Wilkes (1988,1989, 1993); Benz, Sanchez-Velasquez et Santana-Michel (1990); Sanchez-Gonzalez et Chuela (1995) et Taba (1995b) ont décrit un certain nombre de races de téosinte et leurs habitats naturels. Toutes les races connues survivent *in situ* dans les champs des agriculteurs, à coté du maïs, dans les terrains non cultivés et parfois dans des espaces consacrés au maintien de leur biodiversité. Ces auteurs et d'autres ont insisté sur la nécessité de renforcer le contrôle et d'intensifier la préservation *in situ* de téosinte au Mexique et au Guatemala. Les banques de germplasms de l'INIFAP et du CIMMYT au Mexique collectent et maintiennent (stockages à moyen et long terme) les semences des différentes races de téosinte. Il est toutefois urgent d'améliorer les structures pour le maintien et la multiplication systématiques des semences de téosinte et pour leur distribution (Taba, 1995b).

Tripsacum

On n'a pas réussi à démontrer que des échanges de germplasm entre *Tripsacum* d'une part, et le maïs et le téosinte d'autre part, avaient eu lieu au cours de l'histoire de l'évolution de ces espèces. Pourtant, *Tripsacum* est le seul genre avec lequel le maïs ait été croisé expérimentalement avec succès, et dont des segments de DNA aient été, dans une faible mesure, transférés au maïs (voir

chapitre «Origine, évolution et diffusion du maïs». Eubanks (1995) a signalé dans une étude récente que l'on a produit des hybrides fertiles entre *Tripsacum dactyloides* et *Zea diploperennis*. Il est très vraisemblable que, à l'aide de nouveaux outils tels que les marqueurs génétiques, l'hybridation somatique et les techniques de colorations différentielles pour l'identification du transfert de segments de chromosomes, des progrès beaucoup plus rapides pourront être réalisés dans le transfert de caractères utiles du *Tripsacum* vers le maïs. Récemment, Tsanev et Todorova (1994) constatèrent que les modèles de l'électrophorèse de l'estérase pouvaient être utilisés pour vérifier la présence de matériel génétique de téosinte et de *Tripsacum dactyloides* dans le génome du maïs. Quant à eux, les modèles d'électrophorèse de la zéine conviennent mieux pour mettre en évidence la présence de matériel génétique en provenance de *T. dactyloides*. Galinat (1988) et Wilkes (1989) décrivirent les bénéfices que l'on pourrait tirer du transfert de gènes de *Tripsacum* vers le maïs. Berthaud *et al.* (1995), Savidan, Grimanelli et Leblanc (1995), indiquèrent les résistances aux insectes, l'apomixie et la résistance au *Striga* comme des exemples de caractéres utiles qui pourraient être transférés. Le transfert du gène de l'apomixie au maïs á l'aide des marqueurs RFLP sera la première utilisation importante d'un caractère provenant d'un parent sauvage pour l'amélioration du maïs.

Randolph (1970) et de Wet *et al* (1981, 1982, 1983) fournirent des informations sur la systématique de *Tripsacum*. Berthaud *et al.* (1995) donnèrent la liste de 20 espèces et variétés de *Tripsacum*. On rencontre le maximum de biodiversité au Mexique, au Guatemala et dans quelques régions d'Amérique du Sud. La plupart des populations de *Tripsacum* existent encore *in situ*. Toutefois, très sensibles au pâturage, elles sont vulnérables et en danger d'extinction. Leur conservation *ex situ* a été entreprise dans le «jardin *Tripsacum*» du CIMMYT, où environ mille accessions ont été regroupées. De plus, les semences de *Tripsacum* sont maintenues dans les banques de germplasms du Mexique. On peut obtenir ces ressources génétiques sous forme de boutures, identiques au type, ou sous forme de semences, dont la descendance présentera toujours une certaine variabilité (Berthaud *et al.* 1995).

RACES DE MAÏS

Une collection de différentes races de maïs, provenant surtout du continent américain, est maintenue dans plusieurs banques de germplasms. Taba (1995a) établit la liste des maïs stockés au Mexique, en Amérique centrale, en Amérique du Sud et au CIMMYT. Ces maïs représentent un immense réservoir de diversité génétique, dont la majorité est encore inemployée, pour le développement et l'amélioration variétale. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) estimèrent que moins de 10 pour cent de la diversité génétique accumulée dans toutes les races de maïs avait probablement été utilisée pour la sélection et l'amélioration variétale. Goodman et Brown (1988) écrivirent un article détaillé sur les races de maïs. Quelques termes sont utilisés d'une façon interchangeable en ce qui concerne ce réservoir de variabilité génétique: races de maïs, variétés locales, super-races, sous-races, races de type primitif, groupes géographiques ou groupes raciaux et complexes de races. Anderson et Cutler (1942) introduisirent le concept de races de maïs. Chaque race représente un groupe de maïs constitué d'individus apparentés qui ont assez de caractéristiques en commun pour permettre de les reconnaître comme groupe; ceux-ci ont un nombre important de gènes en commun. Plus tard, Anderson et ses assistants développèrent et définirent le concept de race pour y inclure des caractères morphologiques qui leur semblèrent être les plus utiles pour la description d'une race. Un bulletin publié par un certain nombre d'auteurs fournit des renseignements concernant les races de maïs collectées dans

diverses régions du continent américain. Ces informations donnent la description de chaque race avec les caractéristiques moyennes concernant la plante, la panicule, l'épi et le grain, avec parfois des caractères physiologiques et des données sur les nœuds chromosomiques (voir Goodman et Brown 1988 pour les listes et les références). Brandolini (1970) décrivit les races du monde entier en indiquant les centres primaires et secondaires de différenciation des races entre elles. Mangelsdorf (1974) divisa toutes les races d'Amérique latine en six groupes de lignages, chaque groupe venant d'une race sauvage de maïs.

Ces groupes sont les suivants:

- Le maïs perlé mexicain à grain pointu *Palomero Toluqueño*;
- Le complexe de maïs mexicains *Chapalate – Nal – Tel*;
- *Pira Naranja* de Colombie, l'ancêtre du maïs tropical de type corné à endosperme orange;
- *Confite Morocho*, du Pérou, l'ancêtre des types de maïs à huit rangs;
- *Chullpi* du Pérou, l'ancêtre du maïs doux, apparenté avec les grains cireux aux épis globuleux;
- *Kculli*, le maïs teinturier du Pérou, ancêtre des races aux péricarpes et couches d'aleurone de couleurs variées.

Goodman et Bird (1977) révisèrent les informations sur les races de maïs d'Amérique latine et décrivirent d'une façon précise les relations entre les maïs de cet hémisphère. McClintock, Kato et Blumenshein (1981) publièrent une étude détaillée de la constitution des chromosomes incluant les chromosomes B et les nœuds chromosomiques d'une collection de 1 352 maïs d'Amérique et des Caraïbes. Ces caractères fournissent une information fiable, non affectée par l'environnement, pour déterminer les liens de parentés existant entre les différentes races de maïs. Bretting, Goodman et Stuber (1987) étudièrent les variations alléliques des isoenzymes de plusieurs races; cette étude fournit un outil supplémentaire pour la compréhension plus précise des relations entre les différentes races.

Paterniani et Goodman (1977) estimèrent qu'environ 40 pour cent des races américaines ont un endosperme tendre, que 30 pour cent sont des maïs cornés, 20 pour cent des maïs dentés, 10 pour cent des maïs perlés et que 3 pour cent sont des maïs à grains doux. Ils précisèrent par la suite que la plupart des races sont adaptées aux conditions tropicales, 50 pour cent adaptées aux environnements des basses terres, 40 pour cent aux hautes terres et 10 pour cent aux environnements intermédiaires ou d'altitude moyenne. Pandey et Gardner (1992) signalèrent que 285 races sont présentes en Amérique latine, la majorité d'entre elles en Amérique du Sud. Précédemment, Hallauer et Miranda (1988) avaient signalé qu'il pouvait exister 130 races distinctes de maïs dans le continent américain. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) indiquèrent qu'environ 300 races de maïs, consistant en milliers de cultivars différents, avaient été identifiées et décrites à travers le monde et que ces collections représentaient 90 à 95 pour cent de la variabilité génétique du maïs. Taba (1995a) fournit les listes des races utilisées dans les programmes de sélection du Mexique, d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud.

Il est encore possible aujourd'hui, pour la plupart des variétés cultivées sous les tropiques, de remonter à une race que l'on peut encore trouver aux champs et/ou qui est stockée dans une banque de germplasms. Quelques races présentent une très grande adaptabilité; elles ont fourni du germplasm que l'on trouve dans presque tous les environnements tropicaux. Une de ces races est *Tuxpeño*. Plusieurs variétés améliorées provenant directement de cette race ou en combinaison avec du matériel d'autres races sont actuellement cultivées du Mexique à la Chine. La figure 5 montre la généalogie des cultivars améliorés issus de *Tuxpeño*. On a utilisé cette race comme source d'un grand

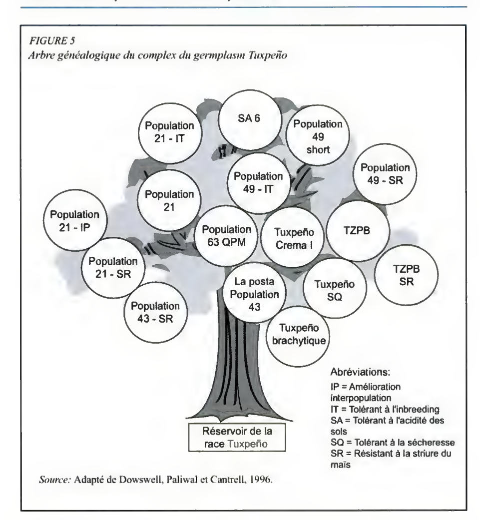


FIGURE 5
Arbre généalogique du complex du germplasm Tuxpeño

Source: Adapté de Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996.

nombre de caractères: (i) la résistance aux maladies foliaires, en particulier la brûlure de la feuille (*Helminthosporium maydis*); (ii) la qualité des tiges; (iii) la résistance à la sécheresse; (iv) la tolérance à la toxicité aluminique; (v) la structure de la plante (plante plus courte avec un meilleur indice de récolte); et (vi) la tolérance à une inondation modérée et à la transplantation. Le germplasm *Tuxpeño* possède une bonne aptitude à la combinaison avec la race *Tuscon*, avec les cornés tropicaux de la côte et les cornés cubains. La combinaison hybride *Tuxpeño* x *ETO* est probablement à l'origine du plus grand nombre d'hybrides des tropiques. Plusieurs autres races sont aussi des sources utiles de germplasm. Goodman et Brown (1988) et Pandey et Gardner (1992) ont dressé la liste des races élites qui ont été efficacement utilisées pour l'amélioration de caractères spécifiques.

Copyrighted material

L'information concernant les races de maïs et leur biodiversité en Asie et en Afrique est très limitée. Stonor et Anderson (1949), Anderson et Brown (1953), Suto et Yoshida (1956), Mochizuki (1968), Singh (1977a, 1977b) et Jotshi (1982) ont publié les principales études sur la biodiversité du maïs en Asie.

VARIÉTÉS LOCALES

Les agriculteurs sélectionneurs ont maintenu, développé et amélioré, pendant des générations et des siècles, des cultivars encore produits aujourd'hui dans de nombreux environnements. Ceci n'est bien sûr pas le cas dans les régions où le maïs a été introduit récemment. Ces cultivars sont désignés sous différents noms tels que variétés des agriculteurs, variétés locales et *landraces* en anglais. Les agriculteurs ont maintenu et amélioré *in situ* ces variétés d'après leur perception de leurs propres besoins en utilisant leur expérience et leur savoir-faire. Elles n'ont pas été l'objet de sélection et d'amélioration de la part des scientifiques, professionnels du maïs. Ces variétés locales peuvent ne pas présenter de diversité génétique aussi large que celle des races stockées dans les banques de germplasms, mais ce sont des sources génétiques importantes pour l'adaptation locale, la stabilité économique et la durabilité des résultats pour l'agriculteur. Elles possèdent des caractères qui ne sont généralement pas disponibles chez les variétés améliorées des sélectionneurs professionnels, pour lesquels le rendement est le caractère le plus important, et qui s'adressent principalement aux environnements favorables avec les meilleures techniques culturales. Quelques-unes de ces variétés locales ont été d'excellentes sources de gènes de résistance aux maladies et aux insectes et pourraient être des sources de résistance à d'autres types de stress. Les gènes de résistance pour les mildious duveteux en Asie, pour la striure du maïs en Afrique et pour le flétrissement tardif au Moyen-Orient et dans le sous-continent indien par exemple, proviennent de variétés locales des agriculteurs. Ces variétés locales ont été lentement mais progressivement remplacées par des variétés améliorées. La plupart des variétés locales ont été collectées et sont conservées *ex situ* dans des banques de gènes pour pouvoir être utilisées dans le futur. Toutefois, la conservation *ex situ* peut au mieux compléter la conservation *in situ* des variétés locales et non la remplacer. Soleri et Smith (1995) analysèrent les données morphologiques et phénologiques de deux variétés de maïs *Hopi* conservées *in situ* et *ex situ*. Ils trouvèrent des différences dans la diversité génétique des caractères considérés comme utiles par les sélectionneurs professionnels et par les agriculteurs utilisateurs. Les sélectionneurs recherchent et utilisent le maximum de diversité génétique présente dans un grand nombre de banques et de collections de germplasms *ex situ*. Les agriculteurs, eux, sont intéressés à accumuler et conserver la diversité et la structure de population qui permettent l'adaptation aux conditions locales. On a de plus en plus conscience de la nécessité de conserver *in situ* les variétés locales primitives là où elles peuvent continuer à évoluer (conservation évolutive) dans des conditions de stress pour répondre aux besoins des agriculteurs (Worede, 1993; Brush 1995).

Les «variétés obsolètes», anciennes «variétés élites» remplacées par de nouvelles générations de variétés, représentent une autre source génétique. On retrouve les gènes de ces vieilles variétés dans les variétés actuelles. Cependant, dans certains cas, elles furent cultivées dans les champs des agriculteurs pendant de nombreuses années, elles se sont croisées avec d'autres variétés cultivées alentour et ont fait l'objet, consciemment ou inconsciemment, de quelque pression de sélection de la part des agriculteurs pour des caractères qu'ils considèrent importants visant à assurer la stabilité économique et la durabilité de leurs

Copyrighted material

productions. Ces variétés obsolètes deviennent en fait de nouvelles variétés des agriculteurs et ont besoin d'être conservées *in situ* et *ex situ*. Elles pourraient être une source de caractères utiles lorsque l'accent est mis sur la sélection de variétés à productivité durablement améliorée pour des environnements marginaux. A Vicente Guerrero et à Chapias, au Mexique, les générations avancées de variétés améliorées introduites il y a quelques dizaines d'années ont été intimement mélangées aux variétés locales et sont maintenant conduites comme des variétés locales (Bellon et Brush, 1994). Ainsi l'érosion génétique chez le mais ne risque pas de se produire aussi rapidement que chez les espèces autogames. Souvent les agriculteurs cultivent les variétés améliorées et les variétés locales côte à côte, ayant pour résultat la création de nouvelles variétés d'agriculteurs proposant des combinaisons de gènes de caractères recherchés provenant des deux sources.

VARIÉTÉS AMÉLIORÉES

Les variétés améliorées actuelles (variétés synthétiques, hybrides et lignées) représentent la source génétique la plus utilisée dans presque tous les programmes d'amélioration du maïs. Toutefois, ces variétés ne représentent qu'une infime partie de la diversité génétique du maïs. Les gains immédiats des efforts de sélection pour le rendement sont beaucoup plus importants avec l'utilisation de telles variétés élites. On s'attend par conséquent à ce qu'elles continuent à être une ressource génétique importante pour l'amélioration du maïs, surtout si les pépinières de sélection ont une bonne collection de tels germplasms de différentes origines.

COMPLEXES DE GERMPLASM, POOLS ET POPULATIONS

Durant les trois ou quatre dernières décennies, plusieurs programmes nationaux et régionaux de sélection et les centres internationaux d'amélioration ont développé des complexes de germplasm, pools et populations à large base qui se sont avérés être de remarquables sources pour la création de synthétiques élites en pollinisation libre, de lignées pures et d'hybrides. Les ressources génétiques à la disposition des sélectionneurs-maïs tropicaux sont aujourd'hui bien meilleures et plus diverses que celles qui étaient disponibles dans les années 50 et 60. Paliwal et Sprague (1981), Paterniani (1985, 1990), Pandey et Gardner (1992) et Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) ont dressé les listes et décrit ces ressources génétiques élites. Celles-ci devraient continuer à se développer et à être de plus en plus utilisées dans les programmes d'amélioration tropicaux.

RÉSERVES GÉNÉTIQUES SPÉCIALES

Des réserves génétiques spéciales, y compris les gènes et chromosomes naturels et artificiels, représentent une autre source génétique importante. Les maïs doux et cireux, opaque-2, les maïs avec protéines de qualité (MPQ), les maïs feuillus, sont quelques exemples de mutants naturels qui se sont produits et ont été largement utilisés. Les mutants chromosomiques, les marqueurs génétiques, les marqueurs moléculaires et les preuves utilisées pour le RFPL du maïs sont d'autres exemples de types de réserves génétiques. Des organismes aux USA tels que le GRIN (*Genetic Resources Information Network*) de l'université du Missouri, l'USDA à Beltsville, Maryland, l'*Illinois Foundation Stocks – Maize Genetics Cooperation – Stocks Center*, l'USDA/ARS/MWA de l'université de l'Illinois et la *Foundation Seed Facility* à Honolulu fournissent des informations et des semences. On peut aussi trouver des informations sur des sites d'internet.

BIBLIOGRAPHIE

Anderson, E. & Brown, W.L. 1953. The pop corns of Turkey. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 40: 33-48.

Anderson, E. & Cutler, H.C. 1942. Races of *Zea mays*. I. Their recognition and classification. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 29: 69-89.

Arora, R.K. & Nayar, E.R. 1986. Wild relatives and related species of crop plants in India – their diversity and distribution. *Bull. Bot. Surv. Ind.*, 25: 35-45.

Bellon, M.R. & Brush, S.B. 1994. Keepers of maize in Chiapas, Mexico. *Econ. Bot.*, 48: 196-209.

Benz, B.F., Sánchez-Velásquez, L.R. & Santana-Michel, F.J. 1990. Ecology and ethnobotany of *Zea diploperennis*: preliminary investigations. *Maydica*, 35: 85-98

Berthaud, J., Savidan, Y., Barre, M. & Leblanc, O. 1995. Tripsacum: its diversity and conservation. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 74-85. Mexico, DF, CIMMYT.

Brandolini, A. 1970. Maize. *In* O.H. Frankel & E. Bennett, eds. *Genetic resources in plants – their exploitation and conservation*, p. 273-309. Philadelphia, PA, USA, F.A. Davis.

Bretting, P.K., Goodman, M.M. & Stuber, C.W. 1987. Karyological and isozyme variation in west Indian and allied main land American races of maize. *Am. J. Bot.*, 74: 1601-1613.

Brush, S.B. 1995. In situ conservation of landraces in centers of crop diversity. *Crop Sci.*, 35: 346-354.

de Wet, J.M.J., Brink, D.E. & Cohen, C.E. 1983. Systematics of *Tripsacum* section *Fasciculata* (Gramineae). *Am. J. Bot.*, 70: 1139-1146.

de Wet, J.M.J., Harlan, J.R. & Brink, D.E. 1982. Systematics of *Tripsacum dactyloides*. *Am. J. Bot.*, 69: 125-127.

de Wet, J.M.J., Timothy, D.H., Hilu, K.W. & Fletcher, G.B. 1981. Systematics of South American *Tripsacum* (Gramineae). *Am. J. Bot.*, 68: 269-276.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world*. Boulder, CO, USA, Westview Press.

Eubanks, M. 1995. A cross between two maize relatives: *Tripsacum dactyloides* and *Zea diploperennis* (Poaceae). *Econ. Bot.*, 49: 172-182.

Galinat, W.C. 1988. The origin of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 1-31. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Galinat, W.C. 1992. Evolution of corn. *Adv. Agron.*, 47: 203-229.

Galinat, W.C. 1995. The origin of maize: grain of humanity. *Econ. Bot.*, 49: 3-12.

Goodman, M.M. 1985. Exotic maize germplasm: status, prospects, and remedies. *Iowa State J. Res.*, 59: 497-527.

Goodman, M.M. & Bird, R.McK. 1977. The races of maize. IV. Tentative grouping of 219 Latin American races. *Econ. Bot.*, 31: 204-221.

Goodman, M.M. & Brown, W.L. 1988. Races of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 33-79. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Hallauer, A.R. & Miranda, J.B. 1988. *Quantitative genetics in maize breeding*, 2nd ed. Ames, IA, USA, Iowa State University Press.

Harda, K.M., Murakami, M., Fukushina, A. & Nakazima, M. 1954. Breeding study of the forage crops: studies on the intergeneric hybridization between the genus *Zea* and *Coix* (Maydeae). I. *Kyoto Pref. Univ. Fac. Agric. Sci. Rep.*, 6: 139-145.

Harda, K.M., Umekage, O. & Nakazima, M. 1955. Studies on the intergeneric hybridization between the genus *Zea* and *Coix* (Maydeae). *Jap. J. Breed.*, 4: 288.

Jain, S.K. & Banerjee, D.K. 1974. Preliminary observations on the ethnobotany of the genus *Coix*. *Econ. Bot.*, 28: 38-42.

Jotshi, P.N. 1982. Knobs in Kashmir maize II. *Nucleus,* 25: 152-161.

Kermicle, J.O. & Allen, J.O. 1990. Cross-incompatibility between maize and teosinte. *Maydica,* 35: 399-408.

Koul, A.K. & Paliwal, R.L. 1964. Morphology and cytology of a new species of *Coix* with 32 chromosomes. *Cytologia,* 29: 375-386.

Leblanc, O., Grimanelli, D., González de León, D. & Savidan, Y. 1995. Detection of the apomixis mode of reproduction in maize – tripsacum hybrids using maize RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.,* 90: 1198-1203.

Mangelsdorf, P.C. 1974. *Corn. Its origin, evolution and improvement.* Cambridge, MA, USA, Harvard University Press.

McClintock, B., Kato-Y, T.A. & Blumenshein, A. 1981. *Chromosome constitution of races of maize.* Chapingo, Mexico, Colegio de Postgraduados.

Mochizuki, N. 1968. Classification of local strains of maize in Japan and selection of breeding materials by application of principal component analysis. In *Symp. Maize Production in Southeast Asia,* p. 173-178. Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo, Japan, Agriculture, Forestry and Fisheries Res. Counc., Ministry of Agriculture and Forestry.

Nass, L.L., Pellicano, I.J. & Valois, A.C.C. 1994. Utilization of genetic resources for maize and soybean breeding in Brazil. *Revista Brasileira de Genetica,* 16: 983-988.

Paliwal, R.L. & Sprague, E.W. 1981. *Improving adaptation and yield dependability in maize in the developing world.* Mexico, DF, CIMMYT.

Pandey, S. & Gardner, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.,* 48: 2-79.

Paterniani, E. 1985. State of maize breeding in tropical areas of South America. *In* A. Brandolini & F. Salamani, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics,* p. 329-339. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Paterniani, E. 1990. Maize breeding in the tropics. *Crit. Rev. Plant Sci.,* 9: 125-154.

Paterniani, E. & Goodman, M.M. 1977. *Races of maize in Brazil and adjacent areas.* Mexico, DF, CIMMYT.

Paterson, A.H., Lin, Y.R., Li, Z., Schertz, K.F., Doebley, J.F., Pinson, S.R.N., Liu, S.C., Stansel, J.W. & Irvine, J.E. 1995. Convergent domestication of cereal crops by independent mutations at corresponding genetic loci. *Science,* 269(5231): 1714-1718.

Randolph, L.F. 1970. Variation among tripsacum populations of Mexico and Guatemala. *Brittonia,* 22: 305-337.

Sánchez González, J.J. & Chuela, M. 1995. *Systematic and ecogeographic studies on crop genepools: distribucion y caracterizacion del teocintle.* Montecillo, Mexico, INIFAP and Colegio de Postgraduados.

Savidan, Y., Grimanelli, D. & Leblanc, O. 1995. Transferring apomixis from tripsacum to maize: progress and challenges. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources,* p. 86-92. Mexico, DF, CIMMYT.

Singh, B. 1977a. *Races of maize in India.* New Delhi, Indian Council of Agri. Res.

Singh, B. 1977b. Evolution of primitive cultivars from north eastern Himalayan region in relation to lineage. *Indian J. Genet.,* 37: 103-113.

Soleri, D. & Smith, S.E. 1995. Morphological and phenological comparisons of two Hopi maize varieties conserved in situ and ex situ. *Econ. Bot.,* 49: 56-77.

Stonor, C.R. & Anderson, E. 1949. Maize among the hill peoples of Assam. *Ann. Mo. Bot. Gard.,* 36: 355-404.

Suto, T. & Yoshida, Y. 1956. Characteristics of the oriental maize. *In* H. Kihara, ed. *Land and crops of Nepal Himalaya*, vol. 2, p. 375-530. Kyoto, Japan, Fuana and Flora Res. Soc., Kyoto University.

Taba, S. 1995a. Maize germplasm: its spread, use and strategies for conservation. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 7-58. Mexico, DF, CIMMYT.

Taba, S. 1995b. Teosinte: geographic variations and conservation. *In* S. Taba, ed. *Maize genetic resources*, p. 59-72. Mexico, DF, CIMMYT.

Tsanev, V. & Todorova, L. 1994. Use of electrophoretic patterns of esterase and prolamins for proving genetic material from teosinte and tripsacum in maize genome. *Dokl. Bulg. Akad. Nauk.*, 47: 89-92.

Venkateswarlu, J. & Chaganti, R.S.K. 1973. *Job's tears* (*Coix lacryma-jobi* L.). New Delhi, ICAR.

Venkateswarlu, J., Chaganti, R.S.K. & Rao, P.N. 1976. Pachytene chromosome morphology and its bearing on interspecific and intergeneric relationship of *Coix*. *Bot. Mus. Leafl. Harv. Univ.*, 24: 205-224.

Wilkes, H.G. 1977. Hybridization of maize and teosinte in Mexico and Guatemala and the improvement of maize. *Econ. Bot.*, 31: 254-293.

Wilkes, H.G. 1985. Teosinte: the closest relative of maize revisited. *Maydica*, 30: 209-223.

Wilkes, H.G. 1988. Teosinte and the other wild relatives of maize. In *Recent Advances in the Conservation and Utilization of Genetic Resources. Proc. Global Maize Germplasm Workshop*, p. 70-80. Mexico, DF, CIMMYT.

Wilkes, H.G. 1989. Maize: domestication, racial evolution and spread. *In* D.R. Harris & G.C. Hillman, eds. *Forage and farming*, p. 440-454. London, Unwin Hyman.

Wilkes, H.G. 1993. Conservation of maize crop relatives in Guatemala. In *Perspectives on biodiversity: case studies of genetic resource conservation and development, AAAS Publication 93-10S*, p. 75-88. Washington, DC.

Williams, J.T. & Duvick, D.N. 1993. Conservation and use of plant genetic resources – discussion. In *International crop science* I, p. 451. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Worede, M. 1993. The role of Ethiopian farmers in the conservation and utilization of crop genetic resources. In *International crop science* I, p. 395-399. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Considérations générales sur la sélection du maïs en milieu tropical

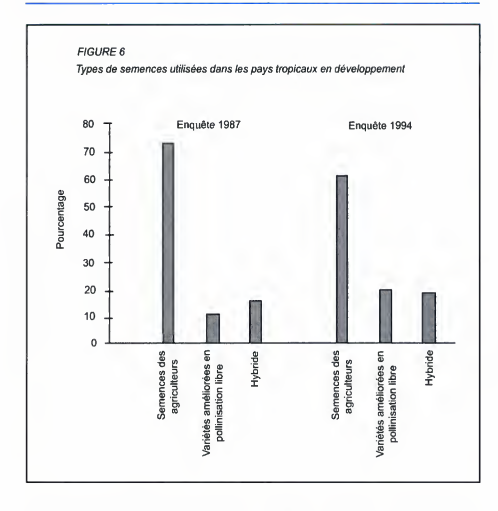
R.L. Paliwal

Le maïs est cultivé sous les tropiques dans un grand nombre d'environnements différents, représentant une diversité beaucoup plus importante que celle des maïs tempérés. Le cycle de sa culture varie de deux mois, dans le cas du maïs cultivé pour ses mini épis, ou trois mois, pour les variétés ultra précoces, à presque 14 mois dans le cas des variétés très tardives de quelques hautes terres. Les systèmes de culture du maïs sont très divers, depuis la monoculture mécanisée très intensive avec un niveau élevé d'intrants jusqu'aux systèmes de productions manuelles de subsistance sur de petites parcelles, sans ou avec très peu d'intrants, où l'on cultive le maïs mélangé avec d'autres espèces. C'est ainsi que l'on rencontre sous les tropiques une grande variabilité dans le type de variétés cultivées; elles vont des hybrides simples de haute technologie, très spécifiquement adaptés, en passant par les variétés améliorées en pollinisation libre, jusqu'aux variétés locales des agriculteurs (Smith et Paliwal, 1996). Dans les régions tempérées des pays développés, 98 pour cent des surfaces en maïs sont ensemencées avec des hybrides dont les semences sont achetées chaque année par les agriculteurs. En Argentine et en Chine, où la majeure partie du maïs est cultivée dans des environnements tempérés, 75 pour cent des surfaces en maïs sont semées avec des hybrides. En 1987, sous les tropiques, 16 pour cent seulement des surfaces en maïs étaient semées avec des hybrides, 11 pour cent avec des semences commerciales de variétés améliorées et 73 pour cent encore ensemencées avec les propres semences des agriculteurs (CIMMYT, 1987).

En 1994 le CIMMYT a réalisé une nouvelle étude. La figure 6 montre la comparaison de ces deux études. Durant cette période, les surfaces tropicales ensemencées avec des hybrides sont passées à 19 pour cent (une augmentation de 3 pour cent). Les surfaces semées avec des semences de variétés améliorées en pollinisation libre sont passées à 20 pour cent (une augmentation de 9 pour cent) tandis que les surfaces semées avec les propres semences des agriculteurs descendaient à 61 pour cent (CIMMYT, 1994). La gamme des propres semences des agriculteurs comprend: (i) les variétés locales qui n'ont fait l'objet d'aucune amélioration *ex situ* avec des techniques professionnelles de sélectionneurs; les variétés des agriculteurs améliorées; et (iii) les générations avancées de variétés améliorées par des sélectionneurs-maïs professionnels mais transformées en leurs propres variétés par les agriculteurs. Dans bon nombre de régions où le maïs a été une culture traditionnelle pendant des siècles, les variétés maintenues par les agriculteurs (*landraces*) et les variétés qu'ils ont améliorées continuent à être cultivées. Ces variétés semblent posséder une structure de population et des caractères importants pour les agriculteurs (stabilité économique et durabilité des résultats). Un schéma d'amélioration de maïs tropical doit être capable d'offrir une large gamme variétale pour répondre aux besoins des différentes situations des agriculteurs.

La faiblesse générale de la productivité des maïs tropicaux est due à plusieurs facteurs. Ceux-ci comprennent: (i) les facteurs climatiques (les jours courts, les courtes périodes de croissance, la faible intensité des

FIGURE 6
Types de semences utilisées dans les pays tropicaux en développement



radiations due à la couverture nuageuse et les hautes températures); (ii) la sévérité du stress (biotique et abiotique). La faible productivité est aussi due à la faiblesse des efforts des programmes d'amélioration sous les tropiques en général, et plus particulièrement pour les environnements marginaux et difficiles (Smith et Paliwal, 1996). Wikes (1984) exprima une inquiétude semblable en ce qui concerne la situation d'ensemble dans les tropiques. Les agriculteurs représentent la moitié de la population mondiale, la majorité d'entre eux vivant dans les régions tropicales et subtropicales. Cependant, les moyens consacrés à la sélection pour les régions tropicales sont beaucoup plus faibles que ceux des régions tempérées. Il n'y a pas si longtemps, les résultats de l'amélioration des plantes des cultures tropicales (excepté le riz et quelques cultures de plantation) furent très faibles (Wilkes, 1984). Ces remarques qui concernaient l'amélioration des cultures en

général s'appliquaient parfaitement aux maïs tropicaux. Comparé à l'abondance de l'information scientifique sur le maïs tempéré, principalement basée sur des recherches menées aux USA, le volume d'information sur les maïs tropicaux est encore très faible. Paliwal et Sprague (1981) insistèrent sur le fait que le travail d'amélioration du maïs souffrait de deux sérieux handicaps dans la plupart des pays tropicaux. Premièrement, la recherche maïs a démarré tard, avec des ressources et des moyens très limités. Deuxièmement, la base génétique de la plupart des programmes de recherche nationaux des pays tropicaux était au départ trop étroite.

La recherche pour l'amélioration du maïs dans la plupart des pays en développement démarra dans les collèges agricoles qui connaissaient la plus grande concentration de personnel scientifique. Dans les années 60 et 70, les instituts de recherche agricole furent créés dans la plupart des pays en développement et devinrent d'importants centres d'activité pour la recherche maïs. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) décrivirent la croissance, la situation et la composition des systèmes de recherche nationaux de maïs dans les pays en développement. Comme on pouvait s'y attendre, leur analyse montra une grande diversité entre les différentes composantes des systèmes de recherche: les centres de recherche maïs nationaux ou d'états, les universités et collèges participant à cette recherche et le secteur privé. Ils indiquèrent le type et le niveau de recherche que chaque pays devrait entreprendre en fonction des points forts des systèmes de recherche maïs existants et de l'importance du maïs dans l'économie du pays. En 1993 le CIMMYT conduisit une enquête globale sur les stations de recherche maïs et sur leurs activités et prépara un rapport à partir des 51 réponses reçues des pays en développement et des 11 réponses des pays industrialisés (CIMMYT, 1994). A cette époque, 190 stations de recherche publiques travaillaient en grande partie sur le maïs tropical, dans 55 pays en développement (excepté la Chine qui avait 55 stations de recherche travaillant principalement sur le maïs tempéré). Les 81 stations de recherche maïs des pays tempérés étaient situées dans 11 pays industrialisés. La disparité entre le nombre de sélectionneurs travaillant à l'amélioration du maïs tropical et du maïs tempéré était encore plus importante. Le nombre total de sélectionneurs travaillant sur le maïs tropical était de 937, dont 632 dans le secteur public et 305 dans le secteur privé. Un total de 1 014 sélectionneurs était engagé dans la recherche pour l'amélioration du maïs tempéré dans 11 pays industrialisés et le nombre de sélectionneurs du secteur privé était à peu près trois fois (800) celui du secteur public (241). Ce déséquilibre entre les efforts de recherche sur le maïs tropical et sur le maïs tempéré était encore plus net si l'on prenait en compte la diversité des environnements dans lesquels le maïs tropical était cultivé et le fait que chaque environnement posait des problèmes spécifiques importants devant être étudiés.

Pandey et Gardner (1992) présentèrent le résultat d'une enquête sur les caractères considérés comme étant les plus importants pour l'amélioration du maïs par 48 scientifiques d'Afrique, d'Asie, d'Amérique latine et du Moyen-Orient Ces chercheurs, de tous les continents, considérèrent le rendement comme le caractère le plus important. Les autres caractères importants variaient d'un continent à l'autre: les maladies et la sécheresse en Afrique, les maladies et la maturité en Asie, la hauteur de la plante et les maladies en Amérique latine et la maturité et le type de grain au Moyen-Orient. L'étude plus détaillée des résultats de l'enquête montra que 96 pour cent des sélectionneurs-maïs participaient à l'amélioration du rendement à laquelle ils consacraient 46,4 pour cent de leurs ressources. Le deuxième caractère considéré comme le plus important était la résistance aux maladies sur laquelle 67 pour cent des sélectionneurs

travaillaient, utilisant 12,7 pour cent de leurs ressources. Les autres caractères mentionnés par quelques sélectionneurs et considérés par conséquent comme moins prioritaires étaient la réduction de la hauteur de la plante et de l'épi, la précocité de maturité, la résistance à la sécheresse et le type de grain. Ils mentionnèrent les caractères suivants comme étant encore moins importants: la résistance à la verse, la tolérance aux insectes, la tolérance au froid, l'efficacité photosynthétique, la taille de la panicule, la stabilité, la qualité des protéines, le type de plante et la prolificité (Pandley et Gardner, 1992). On dispose aussi d'études sur les priorités quant à l'amélioration du maïs, définies par des chercheurs de quelques unités régionales. Les chercheurs maïs du sud de l'Afrique considérèrent comme hautement prioritaires la tolérance à la sécheresse et au virus de la striure, le problème des mauvaises herbes et du *Striga* (Gelaw, Whingwiri et Minde, 1989). Au cours d'un exercice semblable, les chercheurs d'une région d'Asie considérèrent la précocité de maturité, la tolérance à la sécheresse, à l'inondation, aux foreurs du maïs, la résistance aux maladies, la qualité des grains à la récolte et la fertilité des sols comme les caractères prioritaires influant sur l'amélioration du maïs dans leur région (CIMMYT-ARMP, 1994).

L'adaptabilité du germplasm aux conditions spécifiques des agriculteurs, l'aptitude des germplasms aux environnements marginaux, l'acceptation par l'agriculteur, la stabilité économique ou d'autres caractères semblables, importants du point de vue de l'agriculteur, ne sont généralement pas pris en considération dans la programmation de la recherche. Ces caractéristiques sont complexes et difficiles à analyser et à manipuler. Les efforts de sélection en milieu tropical sont généralement planifiés et mis en œuvre à partir de technologies utilisées par les chercheurs dans des environnements maïs favorables et uniformes; ils ne répondent généralement pas aux véritables problèmes des environnements tropicaux difficiles et variés. Dans de telles circonstances, il n'est pas surprenant que 61 pour cent des surfaces en maïs soient encore semées avec les propres variétés des agriculteurs et les variétés locales, malgré un demi-siècle de travaux de recherche maïs en milieu tropical. Miranda (1985) suggéra que les méthodologies de sélection pour les régions tropicales (comme le Brésil) devaient être considérées en fonction de la situation des régions ciblées, c'est-à-dire les régions développées, les régions sous-développées et les régions intermédiaires. Les méthodologies de sélection n'ont pas beaucoup changé au cours des cinquante dernières années. Leur choix devrait dépendre des objectifs d'amélioration et des stratégies pour répondre aux problèmes spécifiques des régions ciblées. L'importance des spécificités locales et la nécessité d'exploiter les interactions génotype x environnement pour obtenir des gains de productivité durables pour l'ensemble des environnements où le maïs est cultivé en milieu tropical, devraient être hautement prioritaires.

De l'époque de la domestication du maïs au dix-neuvième siècle, les agriculteurs ont conduit l'amélioration du maïs en sélectionnant les semences des plantes qu'ils préféraient pour le semis suivant. Quand Christophe Colomb arriva aux Amériques au quinzième siècle et «découvrit le maïs», les agriculteurs avaient déjà déplacé le maïs de son centre d'origine en Amérique centrale jusqu'à ce qui est aujourd'hui le Canada au nord et le Chili au sud. Ils avaient transformé avec succès le germplasm du maïs – en choisissant les caractéristiques de type de plante et d'épi les plus souhaitables pour répondre à leurs besoins – et avaient transformé, au cours de ce processus, le germplasm du maïs en plusieurs variétés distinctes pour les cultiver dans différentes parties des Amériques. Les agriculteurs des autres continents répétèrent le même processus de sélection et de diversification lorsque le maïs se diffusa dans le monde après l'époque de Christophe

Colomb. Comme le maïs est une culture à fécondation croisée, les variétés déplacées d'un lieu à un autre transportaient une biodiversité génétique considérable qui permit aux agriculteurs de développer de vastes gammes de races et de variétés de maïs grâce à la pression de sélection qu'ils exerçaient. Certaines d'entre elles sont encore cultivées aujourd'hui, en particulier dans les régions où le maïs a été une culture traditionnelle pendant des siècles (Smith et Paliwal, 1996). Les variétés des agriculteurs possèdent des adaptations uniques aux environnements, aux systèmes de culture dans lesquels elles sont cultivées et aux utilisations que l'on en fait (Brush, 1995). Aussi longtemps que les variétés locales se montreront, d'une certaine façon, supérieures aux variétés améliorées et introduites, les agriculteurs continueront à maintenir et à cultiver les variétés locales.

L'utilisation particulière des variétés améliorées par les agriculteurs mérite d'être mentionnée. Chaque fois que les agriculteurs de subsistance reçoivent une variété améliorée, ils ont tendance à la cultiver à côté de leur variété locale. Ceci permet l'hybridation entre les deux variétés et le produit en résultant est traité de la même façon que les variétés locales: sélection des semences des meilleures plantes dont les épis sont conservés pour être ressemés à la génération suivante. Les ethnobotanistes ont insisté sur cet aspect de la culture du maïs pour souligner l'importance et la nécessité de la conservation *in situ* de la variabilité (Worede, 1993, Brush, 1995). On a aussi l'habitude d'insister sur le besoin d'une sélection «participative» des plantes où l'agriculteur participe au processus du choix des variétés nouvelles et améliorées (Hardon, 1995). Duvick (1996) souligna que durant les cinq dernières décennies les méthodologies de sélection du maïs n'avaient pas changé. Les infrastructures et les équipements pour l'expérimentation ont changé. La sélection du maïs, semblable à celle de n'importe quelle autre espèce, reste une compétence du domaine de l'art et de l'expérience, où les agriculteurs ont un net avantage. Les chercheurs professionnels devraient prendre conscience de ce fait et avoir une interaction plus étroite avec les agriculteurs si la productivité du maïs tropical doit être améliorée et soutenue sur une grande échelle. Les programmes de sélection maïs institutionnalisés et centralisés par des sélectionneurs professionnels se sont concentrés sur les environnements favorables avec beaucoup de succès. Mais les efforts n'ont pas connu le même succès pour les régions où la variabilité des micro-environnements et les critères de sélection des agriculteurs sont trop multiples pour être pris en compte de façon satisfaisante par des programmes de sélection centralisés. Dans ces circonstances, une interaction étroite avec les agriculteurs pour combiner leurs connaissances locales de la culture et de l'environnement avec les connaissances génétiques du sélectionneur pourrait permettre une meilleure prise en compte de l'interaction génotype x environnement, et le développement de variétés répondant mieux aux besoins des agriculteurs et qu'ils accepteraient mieux (Hardon, 1995). Ceci n'implique pas un changement dans les méthodologies de sélection. Ce sur quoi nous insistons est la nécessité pour les sélectionneurs de maintenir un contact permanent avec les agriculteurs de la région ciblée, pour qu'ils puissent comprendre parfaitement les caractéristiques importantes et travailler à leur amélioration. Les deux conditions importantes préalables pour qu'un tel schéma réussisse sont: (i) que le sélectionneur connaisse la région à laquelle il s'adresse et (ii) que le travail de sélection soit fait dans un lieu de la région ciblée.

Paliwal et Sprague (1981) mirent en évidence quelques aspects essentiels pour le succès de la recherche maïs dans les pays en développement. La plupart d'entre eux sont encore valables aujourd'hui, nous les avons résumés ci-après. Chaque méthode présente des avantages et des inconvénients. Une technique de sélection doit être

considérée comme un moyen et non comme une fin. La précision de son application et la qualité de son exécution aux champs sont aussi importantes, et peut-être même plus importantes, que tous les autres aspects.

Fréquemment un bon schéma de sélection ne produit pas les résultats escomptés en raison d'une variabilité génétique trop faible au départ, de ressources financières limitées et de la mauvaise exécution du programme. Pour beaucoup ou même la plupart des environnements tropicaux, le germplasm maïs couramment disponible a un rendement potentiel tout à fait correct, bien supérieur à celui des meilleurs rendements obtenus par les bons agriculteurs dans leurs champs. La caractéristique la plus importante ne devrait pas être le rendement en soi mais l'adaptabilité, la stabilité et la supériorité des performances économiques dans les conditions d'utilisation de l'agriculteur. De plus, le calcul du rendement sur une base hectare n'est pas adapté aux régions tropicales où le maïs est cultivé dans des environnements divers, qui peuvent varier au niveau de la longueur du cycle, du modèle de culture (cultures associées, etc.). Le calcul du rendement sur une base surface/jour serait certainement plus approprié. Au moment de la planification de la recherche et de la stratégie de production, il serait souhaitable de se concentrer en particulier sur les conditions agricoles dans lesquelles un germplasm déterminé sera cultivé. L'absence de programmes de production de semences appropriées est un facteur critique pour l'augmentation de la productivité du maïs. Deux facteurs expliquent la réussite de certains programmes maïs: le développement de germplasms acceptables par les agriculteurs et la fourniture de semences de qualité. Nous verrons plus avant la façon d'atteindre ces résultats.

BIBLIOGRAPHIE

Brush, S.B. 1995. In situ conservation of landraces in centers of crop diversity. *Crop Sci.*, 35: 346-354.

CIMMYT. 1987. *1986 CIMMYT world maize facts and trends: the economics of commercial maize seed production in developing countries.* Mexico, DF.

CIMMYT. 1994. *1993/94 world maize facts and trends. Maize seed industries, revisited: emerging roles of the public and private sectors.* Mexico, DF.

CIMMYT-ARMP. 1994. *Proc. Asian Reg. Maize Research Planning and Coordination Meet.*, Farm Suwan, 24-27 Oct. 1994. Bangkok.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Duvick, D.N. 1996. Plant breeding, an evolutionary concept. *Crop Sci.*, 36: 539-548.

Gelaw, B., Whingwiri, E. & Minde, I. 1989. *A feasibility study on establishing a regional maize and wheat network in SADCC region.* Gaborone, Botswana, SACCAR.

Hardon, J. 1995. Participatory plant breeding. In *Issues in Genetic Resources No. 3: Workshop on Participatory Plant Breeding,* Wageningen, Netherlands. IPGRI.

Miranda, J.B. 1985. Breeding methodologies for tropical maize. *In* A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics,* p. 177-206. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Paliwal, R.L. & Sprague, E.W. 1981. *Improving adaptation and yield dependability in maize in the developing world.* Mexico, DF, CIMMYT.

Pandey, S. & Gardner, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.*, 48: 1-87.

Smith, M.E. & Paliwal, R.L. 1996. Contributions of genetic resources and

biotechnology to sustainable productivity increases in maize. *In* K. Watanabe & E. Pehu, eds. *Plant biotechnology and plant genetic resources for sustainability and productivity.* Austin, TX, USA, R.G. Landes and Academic Press. (in press)

Wilkes, G.H. 1984. Germplasm conservation towards the year 2000: potential for new crops and enhancement of present crops. *In* C.W. Yeatman, D. Kafton & G. Wilkes, eds. *Plant Genetic Resources, A Conservation Imperative. AAAS Selected Symp. 87,* p. 131-164. Washington, DC, American Association for the Advancement of Sciences.

Witcombe, J.R. 1996. Participatory approaches to plant breeding and selection in biotechnology and development. *Monitor,* Dec. 1996, p.2-6.

Worede, M. 1993. The role of Ethiopian farmers in the conservation and utilization of crop genetic resources. In *International crop science* I, p. 395-399. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Sélection récurrente du maïs

R.L. Paliwal

Les deux principaux groupes de méthodes d'amélioration du maïs sont: les schémas de sélection récurrente pour l'amélioration des populations et le développement de lignées pures et d'hybrides. Nous discuterons dans ce chapitre des divers schémas d'amélioration des populations. La sélection et l'amélioration du maïs sont un processus évolutif où un certain nombre d'étapes doivent être atteintes avant de pouvoir passer aux suivantes. Ces diverses étapes sont: les ressources génétiques, les populations et variétés améliorées; les synthétiques à large base; les hybrides complexes (non faits à partir de lignées); les synthétiques à faible base; et les lignées parentales; les hybrides simples, trois voies et doubles. L'objectif fondamental d'un programme d'amélioration des populations est la création de pools et/ou de populations qui pourront être cultivés directement ou servir pour l'extraction de variétés supérieures en pollinisation libre, de composites et de synthétiques, ou pour le développement de lignées pures qui seront combinées pour créer des hybrides variés productifs. Les spécialistes maïs ont mis au point un certain nombre de schémas de sélection qui présentent beaucoup de flexibilité dans le détail des opérations; ces schémas sont maintenant à la disposition des sélectionneurs. Certains d'entre eux sont relativement simples à utiliser et ne nécessitent pas d'infrastructures ni d'investissements lourds tandis que d'autres sont relativement plus complexes. Les sélectionneurs-maïs utilisent tous ces schémas pour développer et améliorer les pools et populations de maïs qui forment l'axe principal d'un bon programme de sélection. Le succès d'un programme dépendra de la qualité des ressources génétiques de base utilisées pour créer les nouvelles variétés et hybrides. On utilise des termes variés tels que complexes raciaux, pools de gènes et populations pour désigner les ressources génétiques utilisées en sélection.

Lonnquist (1967) a donné une description détaillée d'un pool de gènes à base génétique large. C'est, avant tout, un mélange de génotypes de maïs qui pourront s'adapter à la région où le matériel amélioré doit être cultivé. La composition à partir d'un grand nombre de génotypes variés augmente la variabilité génétique, permettant ainsi un potentiel de sélection supérieur. On peut incorporer du germplasm local intéressant et potentiellement utile dans les pools de gènes. Ainsi, un pool de gène ou une population à large base génétique peuvent être composés de germplasm adapté aux conditions locales, de nouveaux gènes provenant de collection et autres sources et de germplasm exotique en quantité limitée. Le niveau de performance de ce pool sera faible au départ, son amélioration nécessitera beaucoup de temps et d'efforts, mais cette source de gènes présentera, à long terme, un potentiel de gain génétique et une flexibilité d'utilisation importants. Les termes pool et population sont assez souvent utilisés de façon interchangeable. Néanmoins, la structure d'une population sera plus élaborée et plus améliorée que celle d'un pool et sa base génétique sera comparativement plus faible: elle pourra être plus directement utilisée pour la création variétale dans un environnement donné. Pandey *et al.*(1984) et Pandey et Gardner (1992) décrivirent la méthodologie pour la constitution de populations qui serviront à la création de variétés et/ou d'hybrides.

La sélection peut se faire soit au niveau d'une plante individuelle, soit au niveau d'une famille ou d'une descendance. Au fil des ans on a mis au point plusieurs schémas de sélection utilisés pour l'amélioration des caractères agronomiques dont l'hérédité est, pour la plupart d'entre eux, quantitative. La méthode de sélection la plus ancienne est celle de la simple sélection massale basée sur l'apparence phénotypique des plantes; elle ne fait normalement pas intervenir l'évaluation des descendances sélectionnées. La plupart des autres schémas de sélection comprennent trois étapes: (i) échantillonnage de la population et production de descendances à partir de populations sélectionnées; (ii) évaluation visuelle des descendances ou à l'aide de tests aux champs ou en laboratoires; et (iii) mélange et recombinaison des descendances sélectionnées pour former le cycle suivant de la population et continuer ainsi la sélection et l'amélioration. Ces schémas d'amélioration sont appelés schémas de sélection récurrente car le procédé de sélection est répété cycle après cycle jusqu'à ce que le niveau d'amélioration désiré ait été atteint. Leur premier objectif est d'améliorer graduellement et continuellement les populations de maïs en éliminant les fractions les plus pauvres des populations et en ne retenant que les fractions supérieures à chaque cycle. Les plantes des fractions supérieures de la population sont recroisées entre elles pour produire une nouvelle génération de la population pour le cycle de sélection suivant. Chacune des trois phases d'un schéma de sélection récurrente est également importante pour l'obtention d'une bonne réponse à la sélection. Toutefois, le processus de recombinaison présente une importance unique dans ce schéma: c'est lui qui régénère la variabilité génétique par intercroisement des descendances sélectionnées. Ainsi la fréquence des gènes désirables et de leurs combinaisons augmentera graduellement. Ce processus améliore les performances de la population pour les caractères pour lesquelles la pression de sélection a été exercée. Comme ce processus est répété pendant plusieurs cycles, il est important de maintenir une variabilité génétique suffisante chez les générations sélectionnées de la population pour pouvoir continuer efficacement la sélection et l'amélioration.

Hallauer (1985, 1992), Hallauer et Miranda (1988), Hallauer, Russel et Lamkey (1988), Paterniani (1990), Pandey et Gardner (1992) et Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) décrivirent les différents schémas d'amélioration des populations qui peuvent être classés en deux groupes. Les schémas pour l'amélioration de chaque population prise individuellement sont appelés schémas d'amélioration intrapopulation. Ces schémas sont efficaces pour l'amélioration de populations individuelles quand l'objectif final est la création et la diffusion d'une variété améliorée en pollinisation libre. Les populations améliorées devront avoir accumulé le plus grand nombre possible d'allèles à chaque locus. La liste des différents schémas de sélection intrapopulation est donnée tableau 13. Le deuxième groupe est représenté par les schémas d'amélioration interpopulation qui s'appliquent à l'amélioration simultanée de deux populations formant un couple hétérotique. Les deux populations sont alors améliorées pour la performance de leurs croisements entre elles. On adopte un tel procédé lorsque l'objectif final est la création d'hybrides, quelle qu'en soit la forme.

SCHÉMAS DE SÉLECTION INTRAPOPULATION

Sélection massale

La sélection massale est la plus ancienne et la plus simple des méthodes de sélection du maïs. C'est aussi la moins onéreuse et celle qui nécessite de moindres ressources. Les anciens agriculteurs utilisèrent probablement une sorte de sélection massale simple, basée sur la sélection de différences phénotypiques entre plantes et épis pris individuellement

durant la domestication et les premiers stades de développement et d'évolution du maïs vers une plante à grain hautement productive. Les sélectionneurs-maïs pionniers, qui créèrent des variétés à haut rendement, utilisèrent aussi avec beaucoup de succès une sélection massale simple. Aujourd'hui encore, des agriculteurs utilisent une forme de sélection massale simple pour maintenir les variétés locales de maïs de leur choix, et plus important encore, pour sélectionner les épis qui fourniront les semences à la culture suivante.

Jugenheimer (1985) écrivit une histoire détaillée des efforts des sélectionneurs-maïs pionniers aux USA qui, à l'aide d'une sélection massale simple, créèrent la variété *Reid Yellow Dent*. Gardner (1961) suggéra des modifications utiles au procédé de la sélection massale simple pour augmenter son efficacité en réduisant les effets de l'environnement et en assurant un meilleur contrôle des parents. Il insista sur la nécessité de bien isoler les parcelles de sélection. Une majorité de sélectionneurs a dès lors utilisé avec succès la sélection massale pour l'amélioration de caractères individuels hautement héréditaires. Halauer et Miranda (1988), Halauer, Russel et Lamkey (1988), Paterniani (1990), Hallauer (1992) et Pandey et Gardner (1992) donnèrent des exemples de sélection massale réussie pour l'amélioration de différents caractères.

D'après Hallauer et Miranda (1988), on peut, le plus souvent attribuer les quelques cas où la sélection massale n'a pas semblé efficace à un choix inapproprié de caractères et/ou de populations ou à une mauvaise exécution du schéma de sélection. Cette dernière peut inclure un mauvais isolement, un nombre de sites de sélection insuffisant (un seul), l'absence de contrôle de l'environnement, la présence d'une interaction génotype x environnement, l'absence de contrôle parental et des techniques expérimentales de mauvaise qualité. On a, dans une large mesure, surmonté les insuffisances de la sélection massale comme instrument efficace de sélection par différentes modifications de son processus (tableau 13). Ainsi, le taux de réussite et les gains obtenus par sélection massale ont été considérablement améliorés par une bonne planification, l'utilisation d'un plus grand nombre de répétitions et d'environnements, le contrôle du pollen, un bon isolement, et des techniques expérimentales de qualité. D'après des études publiées, il semblerait que l'intérêt de la sélection massale comme outil efficace de l'amélioration du maïs aille croissant. On a utilisé ce type de sélection avec succès pour l'amélioration de caractères spécifiques tels que la précocité, l'adaptation, la prolificité, le contenu protéique et oléique, le rendement, mais aussi comme un outil efficace pour l'amélioration des populations utilisées en sélection. Arboleda-Rivera et Compton (1974) pratiquèrent la sélection massale pour l'amélioration du rendement en grain et de la prolificité sur une population colombienne à large base génétique, pendant dix cycles dans trois environnements (saison sèche, saison des pluies et les deux saisons). Paterniani (1990) et Pandey et Gardner (1992) montrèrent qu'en général, la sélection massale donne de meilleurs résultats pour le rendement en grain quand elle est menée pendant les deux saisons. Ce fait illustre la nécessité de conduire la sélection massale dans plusieurs environnements pour réduire l'interaction génotype x environnement. Paternaiani (1990) suggéra en outre qu'on pouvait obtenir des gains plus élevés à partir de la sélection massale en contrôlant les deux sexes. Quatre cycles de sélection massale pour la précocité dans deux populations, avec contrôle des deux sexes, aboutirent à une augmentation importante de la prolificité (14 et 20 pour cent), une augmentation du rendement en grain (6 et 9 pour cent), une diminution de la taille de la panicule et une meilleure synchronisation entre l'émission de pollen et la sortie des soies. Edmeades, Bolaños et Lafitte (1990) et Bolaños et Edmeades (1993) montrèrent l'efficacité de la sélection massale pratiquée sous forte densité, pour la réduction de l'intervalle anthèse-sortie des soies, la réduction de la stérilité (épis vides),

TABLEAU 13

Schémas de séléction intrapopulation

Schéma de séléction	Séléction et évaluation	Recombinaison	Bibliographie
Séléction massale			
(a) Séléction massale simple	Séléction phénotypique de plentes individuelles	Les épis en pollinisation libre des plantes séléctionnées ; les semences sont mélangées pour le semis du cycle suivant;une saison par cycle	Agriculteurs et séléctionneurs pionniers
(b) Séléction messale quadrillée	Comme en (e), quadrillage champ avec le même nombre d'épis dans chaque subdivision	Comme en (a)	Gerdner, 1961
(c) Séléction massale evec contrôle du pollen	Comme en (b) avec des plantes séléctionnées avant l'anthèse; les plantes non séléctionnées sont castrées	Comme en (b) avec séléction des épis en pollinisation des seules plantes déjà séléctionnées	Eberhart, 1970
(d) Séléction massale avec génotype commun pour comparaison stratifiée	Comme en (b) ou (c) avec les plantes individuelles séléctionnées comparées à un génotype stendard	Comme en (c)	Fesoules, 1973; Pateriani, 1990
(e) Séléction massale de plantes autofecondées	Les plantes d'une population recombinées au hasard sont autofécondées; récoltées en mélange et séléctionnées comme en (b) ou (c)	Les S_1 séléctionnées sont recroisées en pollinisation libre pour démerrer le nouveau cycle: deux seisons per cycle	Dhillion, 1991a
Séléction de demi-frères			
(a) Séléction épi-ligne	Les demi-frères en pollinisation libre sont semés en épi-ligne; séléction entre et à l'interieur des lignes	Les épis séléctionnés des lignes choisies sont recroisés pour produire les demi-frères pour le cycle suivant; une saison par cycle	Plusieurs séléctionneurs pionniers
(b) Séléction épi-ligne modifiée	Les épis-lignes des demi-frères en pollinisation libre sont semés en isolement; castrés; le mélange des semences est semé en ligne comme pollinisateur; séléction entre et à l'intérieur des familles	les épis choisis dans les familles séléctionnées sont recombinés en isolement pourproduire les épis demi-frères pour le cycle suivant; une saison par cycle	Lonnquist, 1964
(c) Séléction d'épi-ligne doublement modifiée	Comme en (b), rendement des demi-frères testé en en première saison	Les femilles séléctionnées sont recroisées entre elles comme en (b) pour produire les demi-fréres pour le cycle suivant; deux saisons par cycle	Compton et Comstock, 1976
(d) Evaluation et séléction de familles de demi-frères	Rendement des demi-frères testé en deux environnements ou plus; les familles séléctionnées sont recombinées le seison suivente	Composite équilibré de semences provenant de la recombinaison dans laquelle chaque famille séléctionnée est égelement représentée; recroisée pour produire le cycle suivant de demi-frères; trois seisons par cycle	Jenkins, 1940; Lonnquist, 1964

TABLEAU 13
(suite)

Schéma de séléction	Séléction et évaluation	Recombinaison	Bibliographie
(e) Séléction de demi-fréres + S_1 pour l'aptitude générale à la combinaison	S_1 et *top-crosses* des demi-frères produits sur la même plante qui a deux épis ; utilisation d'un testeurà large base génétique,les *top-crosses* des demi-fréres sont testés comme en (d)	Les S_1 correspondant aux familles de demi-frères sont recroisés entre-elles, un composite équilibré de croisements de S_1 sera utilisé pour démarrer le nouveau cycle; trois saisons par cycle	Jenkins, 1940
(f) Séléction de demi-frères + S_1 pour l'aptitude spécifique à la recombineison	S_1 et *top-crosses* de demi-frères produits sur la même plante en utilisant une lignée comme testeur; le *top-crosses* des demi-frères sont testés pour le rendement comme en (e)	Comme en (e)	Hull, 1945
Séléction de familles de pleins frères			
(a) Séléction de pleins frères	Les pleins frères sont produits par croisement de paires de plantes, test pour le rendement avec répétitions dans beaucoup d'environnements	Les restes de semences des familles de pleins frères séléctionnées sont recroisés entre eux; un composite équilibré de semences des croisements faisant intervenir tous les parents séléctionnés est utilisé pour démarrer le cycle suivant; trois saisons par cycle	Moll et Robinson, 1996
(b) Séléction pour l'aptitude spécifique à la combineison pleins fréres + S_1	S_1 et *top-crosses* de pleins frères produits avec une lignée testeur; *top-crosses* testés en (a)	Les S_1 correspondant aux *top-crosses* des pleins frères séléctionnés sont recroisés comme en (a); pour démarrer le cycle suivant; trois saisons par cylce	Sprague et Eberhart, 1977
Séléction de descendances autofécondées			
(a) Séléction de familles de S_1	Autofécondations dans une population recroisée au hasard pour produire un grand nombre de S_1 testage du rendement comme dans la selection de familles de pleins frères;	Les semences restantes des familles de S_1 séléctionnées sont recroisées comme dans le cas de la séléction de de familles de pleins frères un composite équilibré de de familles S_1 recombinées est utilisé pour le cycle suivant, trois saisons par cycle	Eberhart, 1970
(b) Séléction de familles de S_2	Plantes autofécondées pendant deux générations avec ou sans séléction des familles de S_1; S_2 testées pour le rendement comme en (e)	Les semences restantes des S_2 séléctionnées recroisés comme en (a); production du composite pour démarrer le cycle suivant, quetre saisons par cycle	Horner *et al.*, 1973
Séléction de familles issues de la descendance d'une seule semence	La génération S_1 autofécondée en utilisant la descendance d'une seule ligne; les lignes S_1 testées pour le rendement	Les familles de S. séléctionnées sont recroisées comme dans la séléction de descendances autofécondées, production du composite pour démarrer le cycle suivant, nombre indéfini de saisons par cycle	Brim, 1966

la résistance/tolérance à la sécheresse et l'augmentation du rendement en condition de stress. Morello (1994) montra qu'en sélection massale, l'effet de la densité des plantes était statistiquement significatif sur le nombre d'épis et le poids, mais qu'il était sans effet sur le rendement.

Juvik *et al.* (1993) montrérent que dix cycles de simple sélection massale pour l'amélioration de la levée aux champs et du poids du grain d'une population de maïs doux (*shrunken2* [*sh2*]) aboutit à une amélioration de la levée des plantules et des facteurs de qualité sans affecter le goût sucré et la tendreté des grains. Dhillon et Malhi (1996) signalèrent un gain de 2,4 pour cent par cycle pendant trois cycles dans le composite tropical *JI413* en suivant un schéma de sélection massale avec autofécondation des plantes. De Leon *et al* (1995) soumirent trois populations à une sélection massale pendant trois cycles avec inoculation avec des isolats d'*Aspergillus flavus* responsables de la production d'aflatoxine. Leur étude montra qu'il y avait des différences pour la production d'aflatoxine parmi les trois populations mais que la sélection massale n'avait pas amélioré la tolérance à la production d'aflatoxine.

Miranda (1985) constata que lorsqu'on travaille avec des populations maïs à large base génétique, la sélection massale est normalement plus efficace durant les premiers cycles pour accroître les qualités d'adaptation de la population et pour améliorer les caractéres agronomiques comme la hauteur de plante, la résistance á la verse, la résistance aux maladies et aux insectes. Plusieurs sélectionneurs ont démontré l'importance de la sélection massale pour augmenter rapidement l'adaptation d'une population exotique à un nouvel environnement tropical ou tempéré. Quelques sélectionneurs inquiets de la diversité génétique limitée du germplasm maïs des USA étudiérent la possibilité d'utiliser du germplasm exotique tropical en environnement tempéré. Hallauer et Sears (1972), Troyer et Brown (1976), et Compton, Mumm, et Mathena (1976), soumirent des populations composées de germplasm exotique tropical à une sélection pour la précocité de floraison dans un environnement tempéré en utilisant la sélection massale. En cinq ou six cycles de sélection la floraison de ces populations devint plus précoce et leur adaptation à un environnement tempéré fut améliorée. San Vicente et Hallauer (1993) signalèrent des résultats encore plus remarquables de sélection massale pour la précocité de floraison en utilisant un composite de la race *Antigua* de la région des Caraïbes. La sélection fut faite dans l'environnement tempéré de l'Iowa, USA. Avec une forte pression de sélection sur la précocité de sortie des soies (sélection des épis des 300 plantes les plus précoces pour la sortie des soies d'une population de 20 000 plantes), le composite *Antigua* atteint une maturité semblable á celle du germplasm du *Corn Belt* après six cycles de sélection. Le changement dans le nombre de jours pour la sortie des soies fut réduit de 3,2 jours par cycle (C) et le nombre de jours pour atteindre 50 pour cent de sortie des soies fut réduit de 91 jours en C_0 à 74 jours en C_6. Les résultats pour le rendement en grain furent aussi remarquables. Le rendement de la population C_0 n'était que de 7q/ha, tandis que la génération C_6 avait un rendement de 50,9 q/ha. La sélection massale pour la précocité et pour l'adaptation à l'environnement tempéré réduisit la sensibilité à la photopériode, augmenta la précocité, réduisit la hauteur des plantes et la taille de la panicule et augmenta le rendement. Des résultats semblables furent obtenus en réduisant la sensibilité à la photopériode d'autres germplasms tropicaux et en les adaptant á des environnements tempérés en quelques cycles de sélection massale. Hallauer soumis la population maïs *Tuxpeño* du Mexique (Hallauer 1994) et la population *Suwan1* de Thaïlande (Hallauer, 1996, communication personnelle) à cinq et six ans

de sélection massale pour l'adaptation aux conditions de l'Iowa, en sélectionnant les quelques 500 plantes les plus précoces pour la sortie des soies des 20 000 plantes de chaque population. Les deux populations devinrent moins photosensibles, 16 à 20 jours plus précoces à la maturité; leur rendement augmenta énormément par rapport à celui des populations de départ. Il serait intéressant d'étudier les performances des populations adaptées aux conditions tempérées comparées à celles des versions photosensibles dans un environnement tropical. Edleades (1995) examina la génération C_5 de trois populations, *Antigua* (BS27), *Tuxpeño* (BS28) et *Suwan 1* (BS29) reçues de Hallauer, pour leur sensibilité à la photopériode à Tlaltizapan, station du CIMMYT au Mexique, en conditions de jours longs prolongés artificiellement,. Ce matériel montra un niveau de photosensibilité beaucoup plus faible que le matériel tropical. Edmeades (1996, communication personnelle) indiqua en outre que les progrès d'une sélection pour la seule photosensibilité de *Tuxpeño*, sous des jours longs allongés artificiellement dans un environnement tropical, n'étaient pas aussi importants que ceux obtenus par sélection massale pour la précocité (qui comprenait la photoinsensibilité dans l'Iowa) dans des environnements tempérés. Si les versions des populations tropicales adaptées aux environnements tempérés ne perdent pas beaucoup de leurs gènes pour leur adaptabilité aux environnements tropicaux au cours de la sélection massale en environnement tempéré, elles pourraient être de meilleures ressources génétiques pour l'amélioration du maïs tropical que les meilleures lignées, hybrides, synthétiques ou variétés développées à partir du maïs du Corn Belt, qui ont perdu la plupart de leurs gènes pour l'adaptation aux environnements tropicaux.

La sélection massale peut être un outil pour l'amélioration du maïs dans les programmes nationaux qui ne disposent pas d'importantes ressources. Dans la plupart des environnements tropicaux (excepté les hautes terres), il est possible de réaliser efficacement deux cycles de sélection massale par an. Ceci devrait se traduire par des gains annuels accrus de sélection. La sélection massale peut être utilisée efficacement pour l'amélioration d'un grand nombre de caractères des maïs tropicaux; parmi ces caractères nous pouvons citer la précocité de maturité, l'augmentation de l'indice de récolte, la réduction de l'intervalle anthèse-sortie des soies, la fertilité des épis, la tolérance aux fortes densités, la tolérance à la sécheresse et aux maladies. Pandey et Gardner (1992) conduisirent une étude sur les méthodes de sélection récurrente utilisées par les programmes nationaux maïs sous les tropiques. Presque tous ces programmes utilisaient des schémas de sélection récurrente pour l'amélioration des populations pour lesquelles ils consacraient 60,6 pour cent de leurs ressources. Toutefois, seulement 6,2 pour cent des ressources étaient consacrées à la sélection massale simple et 5,6 pour cent à la sélection massale stratifiée (parcelles quadrillées). Parmi les sélectionneurs, 44 pour cent d'entre eux utilisaient la sélection massale simple et 25 pour cent la sélection massale stratifiée comme outils dans leur programme de sélection. Le CIMMYT a montré que l'on peut efficacement utiliser la sélection massale pour la maintenance et la production des variétés en pollinisation libre (CIMMYT 1986; CIMMIT 1999). Un système de sélection massale modifiée, stratifiée avec comparaison (tableau 13) à un génotype standard, pourrait être particulièrement utile dans ce cas. Les semences de maintenance de la variété pourraient alors être utilisées comme génotype standard.

Sélection épi-ligne demi-frère

Par opposition à la sélection massale où un mélange de grains d'épis sélectionnés est semé en vrac, tous les autres schémas de sélection

récurrente tombent dans la catégorie de la sélection épi-ligne. Comme le nom l'indique, les grains de chaque épi sélectionné sont semés sur des lignes séparées. Le principal avantage de ce système réside dans le fait que la sélection peut être basée sur la performance d'une famille-ligne aussi bien que sur celle d'une plante individuelle. Chez le maïs, tous les épis en pollinisation libre sont des épis demi-frères chez lesquels l'identité d'un seul parent est connue. Dans sa forme la plus simple, la sélection épi-ligne demi-frère demande seulement un peu plus de travail que la sélection massale; on s'attend à ce qu'elle soit plus efficace pour la sélection de la plupart des caractères. En effet, elle permet d'éliminer, avant la sortie de la panicule, les lignes/familles qui présentent des caractères non souhaités, et finalement de sélectionner uniquement les meilleurs épis des lignes sélectionnées. Jugenheimer (1985) signale que les sélectionneurs-maïs pionniers utilisèrent des formes de sélection épi-ligne pour améliorer les populations et les variétés pour des caractères spécifiques. L'intérêt pour la sélection épi-ligne simple diminua considérablement en raison de sa réponse limitée à la sélection, pour des raisons semblables à celles mentionnées pour la sélection massale simple. Lonnquist (1964) suggéra une sélection épi-ligne modifiée pour permettre une meilleure appréciation des différences génétiques entre les familles de demi-frères et un meilleur contrôle des parents mâles et femelles pendant le croisement. Ces modifications augmentèrent considérablement la réponse à la sélection. On développa par la suite plusieurs autres modifications pour la sélection des familles d'épi-lignes demi-frères (tableau 13); ces modifications furent très utilisées dans les programmes d'amélioration du maïs. Hallauer (1992), Pandey et Gardner (1992), Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) et Vasal, Dhilon et Pandey (1997) décrivirent les détails de ces schémas et de leurs utilisations possibles. Lonnquist (1964) et Compton et Comstock (1974) proposèrent des modifications pour l'amélioration générale de caractères comme le rendement et la précocité. Dans le schéma proposé par Lonnquist, l'évaluation des familles de demi-frères sur un seul site est menée en même temps que la recombinaison de familles semées simultanément dans une pépinière isolée de *top-cross*. On sélectionne dans la parcelle de recombinaison les épis des meilleures plantes des familles retenues pour leurs performances dans des tests sans répétitions dans plusieurs environnements. On peut ainsi réaliser un cycle de sélection par saison. Compton et Comstock, dans leur schéma, proposent que les familles de demi-frères soient évaluées en une saison et que le reste des semences des seules familles sélectionnées soit utilisé pour être semé et recombiné dans les parcelles isolées. Le principal intérêt de ce schéma est que les lignes pollinisatrices et les gamètes mâles proviennent des seules familles de demi-frères sélectionnées; le gain espéré devrait ainsi être plus important. On pratique une nouvelle sélection entre et à l'intérieur des lignes femelles; les familles et les plantes présentant des caractères non souhaités peuvent ainsi être éliminées avant la récolte de la parcelle de recombinaison. Ce schéma nécessite deux saisons pour compléter un cycle. Le gain de sélection plus important obtenu dans le schéma de sélection de Compton et Comstock (1976) doit être apprécié en tenant compte du fait qu'il nécessite deux saisons pour compléter son cycle alors que celui de Lonnquist (1964) n'en nécessite qu'une seule. Hallauer, Russell et Lamkey (1988) soulignèrent que, comme la sélection massale modifiée, la sélection épi-ligne modifiée avait été plus largement utilisée ces dernières années en raison de son efficacité accrue pour déterminer les différences génétiques entre individus et descendances.

La sélection demi-frères combinée à l'autofécondation des descendances (tableau 13) se développa en raison de l'intérêt suscité pour les bases génétiques de l'hétérosis et pour

TABLEAU 14
Gain de sélection par cycle pour le rendement en grain avec les schémas de sélection épi-ligne/demi-frères modifiés, chez les populations de maïs tropical

Pays et population	Nombre de cycles	Gain par cycle (%)	Bibliographie
Brésil			
Paulista denté	3	13,6	Patemiani, 1967
Piramex	4	3,8	Patemiani, 1969
Centralmex	3	3,2	Segovia, 1976
IAC1	7	1,9	Miranda et al., 1977
Maya	13	2,8	Sawazaki, 1980
Maya-o2	4	4,5	Pommer et Geraldi, 1983
IAC1-o2	4	10,7	Pommer et Geraldi, 1983
Dent. comp. nor.	3	2,7	Santos et Naspolini, 1986a
Flint comp. nor.	3	5,1	Santos et Naspolini, 1986b
Dentado compuesto	2	15,5	Santos et al., 1988
Flint compuesto	2	5,2	Santos et al., 1988
Bolivie			
Compuesto 13	4	6,6	Claure et Marquez, 1984
Compuesto 14	2	8,2	Claure et Marquez, 1984
Huillcaparu	4	5,9	Claure et Marquez, 1984
Egypte			
Giza 2	4	7,5	Mahdy et Bakheit, 1988
Kenya			
Kitale composite A	6	2,2	Darrah, 1975
KCA (E7)	10	4,79	Darrah, 1986
Kitale SynII	10	0,14	Darrah, 1986
EC 573	10	4,60	Darrah, 1986
Pérou			
PMC-561	8	9,5	Sevilla, 1975
CIMMYT			
8 pools	11-16	2,5	Pandey et Gardner, 1992
20 pools	3-16	1,86	Vasal *et al.*, 1996

Source: adapté de Paterniani, 1990; Vasal, Dhillon et Pandey, 1996. Les références bibliographiques se trouvent dans les deux papiers.

la détermination de l'importance relative des effets additifs et non additifs exprimés dans les croisements. D'après Sprague et Tatum (1942), l'importance relative des effets génétiques pourrait être déterminée en utilisant différents testeurs pour mesurer l'aptitude générale à la combinaison (AGC) (effets génétiques additifs) et l'aptitude spécifique à la combinaison (ASC) (effets génétiques non additifs). Hallauer, Russell et Lamkey (1988) et Hallauer (1992) soulignèrent que la plupart des méthodes de sélection récurrente épi-ligne qu'utilisent les sélectionneurs-maïs sont des modifications des suggestions originales de Jenkins (1940), Hull (1945) et de Comstock, Robinson et Harvey (1949). On a d'abord

utilisé la sélection récurrente demi-frère pour améliorer le rendement en grain, qui est la méthode de sélection la plus couramment utilisée dans les programmes tempérés et tropicaux d'amélioration du maïs. Pandey et Gardner (1992) réalisèrent une étude des méthodes de sélection récurrente utilisées pour l'amélioration du maïs tropical. Cette étude montra que la majorité des sélectionneurs-maïs utilise la sélection de familles de demi-frères et la sélection épi-ligne telle qu'elle est suggérée par Lonnquist (1964) et CIMMYT (1974).

Pateriani (1990), Hallauer (1992), Pandey et Gardner (1992) et Dhillon et Pandey (1997) décrivirent les résultats obtenus par les différents scientifiques qui ont utilisé les schémas de sélection récurrente épi-ligne et demi-fréres. Un certain nombre de ces résultats sont résumés dans le tableau 14. Les sélectionneurs-maïs du Centre international de l'amélioration du maïs et du blé (CIMMYT) au Mexique ont abondamment utilisé les différentes méthodes de sélection demi-frères pour l'amélioration des pools de gène à large base génétique (Paliwal et Sprague, 1981; Vasal, Ortega et Pandey, 1982; Pandey *et al*, 1984; De leon et Pandey, 1989; Granados, Pandey et Ceballos, 1993). Vasal, Dhillon et Pandey (1997) résumérent les gains de sélection obtenus dans 31 pools de génes, en appliquant une faible pression de sélection; le nombre de cycles de sélection varia de 3 à 16 et les gains par cycle de –0,16 á +5,90 pour cent. Bien que le gain en rendement ait été le principal caractére visé, on prêta aussi attention à d'autres caractères tels que la précocité de maturité, le raccourcissement de la hauteur de plante et la résistance aux maladies. Ces pools n'avaient de limites ni de durée ni de composition. La méthode modifiée de sélection des demi-frères utilisée permit aussi l'introduction de nouveaux germplasms de sources diverses dans ces pools. Pour ce faire, le germplasm à introgresser fut semé comme lignes femelles sans être incorporé dans le mélange de semences utilisé pour les lignes pollinisatrices; ce procédé permit d'évaluer les performances des *top-crosses* avant leur incorporation dans le pool. La sélection demi-frères fut aussi efficacement utilisée pour l'amélioration de caractères spéciaux. Granados, Pandey et Ceballos (1993) appliquèrent la sélection modifiée demi-frères à une population à large base génétique (SA3), pour améliorer sa tolérance à l'acidité des sols. Ils obtinrent, pendant 14 cycles, un gain de sélection moyen de 1,5 pour cent par cycle pour le rendement en grain dans des environnements á sols normaux, et de 2,0 pour cent par cycle dans des environnements á des sols acides (voir chapitre «Sélection pour la résistance aux stress abiotiques»).Dudley, Alexander et Lambert (1975) pratiquérent la sélection modifiée des épis-lignes pour le rendement en lysine (kg/ha) dans des populations *opaque-2* et *floury-2*. Ils obtinrent, sans affecter le ratio lysine/protéine, un gain de sélection pour le rendement en grain de 2,4 à 4,8 pour cent par cycle sur trois cycles et un gain de 2,8 à 7,4 pour cent par cycle pour les kilogrammes de lysine á l'hectare sur deux cycles. Vasal *et al.* (1980), Bjarmason et Vasal (1992), Vasal (1994), Vasal, Dhillon et Pandey (1997) rapportérent des résultats de sélection demi-fréres pour l'accumulation de gènes modificateurs pour la vitrosité du grain et pour la stabilité de l'expression des modificateurs de plusieurs pools *opaque-2*. Ils pratiquèrent 5 à 19 cycles de sélection dans neuf pools de gènes. Ils obtinrent une réduction de la fréquence des grains tendres, une augmentation de la fréquence des grains vitreux, une augmentation du rendement, une diminution du nombre de jours pour la sortie des soies et une réduction de la hauteur des plantes (Vasal, Dhillon et Pandey, 1997; voir chapitre «Sélection du maïs à desseins particuliers»). Nous verrons dans le chapitre «Production des semences» que la sélection épi-ligne modifiée et la sélection *top-cross* demi-frères peuvent être utilisées efficacement pour la création de variétés, leur conservation et la production des semences de pré-base et de base.

Sélection de familles de pleins frères

Une famille de pleins frères correspond à la descendance d'un croisement entre deux plantes de maïs. Une famille de pleins frères peut être composée de pleins frères simples, c'est-à-dire 1x2, 4x5, 8x9, ou de pleins frères réciproques, c'est-à-dire 1x2 et 2x1, 3x4 et 4x3, 8x9 et 9x8. Les pleins frères peuvent aussi être la descendance d'une chaîne de croisements, c'est-à-dire 1x2, 2x3, 3x4, ... et nx1. On s'attend à ce qu'un schéma de sélection pleins fréres soit plus efficace qu'un schéma de sélection demi-frères. Toutefois, en raison des pollinisations manuelles qu'il entraîne, il nécessite plus de travail et, est de ce fait plus coûteux. Paterniani (1990) expliqua que des progrès plus importants ont été réalisés à partir de schémas de sélection demi-frères que ceux obtenus à partir de schémas de sélection pleins fréres. On utilise généralement la sélection pleins frères quand l'objectif est d'améliorer la population en elle-même sans utiliser de testeurs; aussi fut-elle l'une des méthodes de sélection récurrente utilisées par les premiers sélectionneurs-maïs (Hallauer 1992). On utilisa la sélection pleins frères pour améliorer les variétés *Jarvis* et *Indian Chief* dans les années 40 (Moll et Robinson, 1973). Le gain de sélection par cycle, sur dix cycles, fut de 2,62 pour cent pour *Jarvis* et de 0,56 pour *Indian Chief*. Jinhayon et Moore (1973), qui menèrent quatre cycles de sélection sur une population tropicale en Thaïlande, signalérent un gain par cycle de 7,9 pour cent associé à une diminution de la hauteur de plante et de l'insertion de l'épi, et une réduction de la verse. Sprague et Eberhart (1977) suggérèrent que la recombinaison de semences S_1 provenant de familles de pleins frères sélectionnées (au lieu de recroiser les semences restantes des pleins frères sélectionnés) pourrait augmenter le gain attendu de la sélection. Darrah (1986) signala que la sélection pleins frères dans le composite *Kitale A* aboutit à une augmentation de rendement de 3,6 pour cent par an, sur quatre cycles de sélection. Singh, Khehra et Dhillon (1986) menèrent, sur le composite *Partap*, une sélection pleins frères pour la prolificité sous faible et forte densités pendant quatre cycles. Ils obtinrent une réponse linéaire pour l'augmentation du nombre d'épis de 5,5 pour cent par cycle sous faible densité, et de 3,6 pour cent par cycle sous forte densité. Ils constatèrent aussi une augmentation du rendement en grain de 4,5 pour cent par cycle, corrélée avec une diminution de la hauteur de la plante, de la hauteur de l'insertion de l'épi et une maturité plus précoce. Singh, Khehra et Dhillon (1987) proposèrent un schéma de sélection pleins frères modifié dans lequel les croisements étaient faits entre plantes provenant de différentes familles, sélectionnées pour recombiner simultanément les familles sélectionnées et produire les pleins frères pour la génération suivante. Un cycle de sélection plein frères modifiée nécessite deux saisons et peut être réalisé en un an dans les régions où deux saisons par an sont possibles, ou encore si une pépinière de contre-saison est disponible. Khehra *et al.* (1989) rapportent les résultats de sélection menée d'après ce schéma pendant trois cycles sur le composite *Vijay*. Ils obtinrent un gain de sélection pour le rendement de 4 pour cent par cycle. Ils observèrent aussi une sortie plus précoce des soies, une insertion plus basse de l'épi et une réduction de la hauteur de la plante.

Le CIMMYT a largement utilisé les schémas de sélection de familles de pleins frères pour l'amélioration des populations de maïs tropicaux. Paliwal et Sprague (1981), Vasal, Ortega et Pandey (1982), Pandey *et al.* (1986) et Pandey et Gardner (1992) ont décrit les schémas utilisés ainsi que leurs diverses modifications. Hallauer (1992) expliqua que le CIMMYT avait dû improviser sur deux points essentiels pour atteindre ses objectifs en utilisant la sélection pleins frères. Premièrement, pour produire une quantité suffisante de semences de chaque famille de pleins frères afin de permettre un testage très important dans les différents environnements:

TABLEAU15

Hauteur de plante, rendement en grain, indice de surface foliaire et indice de récolte pour des sélections pour la réduction de la taille des plantes de *Tuxpeño*

Cycle de sélection	Hauteur de plante (*cm*)	Rendement en grain (*tonnes /ha*)	Indice de surface foliaire	Indice de récolte
0	282	4,14	4,2	0,30
6	219	5,44	3,62	0,40
9	211	5,45	3,59	0,40
12	202	5,94	3,52	0,41
15	179	6,31	3,09	0,45
LSD (P<0.05)	22	0,41	0,25	0,04
Gain/cycle (%)	-2,39	3,30	-1,68	3,10

Source: Johnson *et al.*, 1986.

ceci a été réalisé en mélangeant les croisements réciproques de pleins frères. Deuxièmement, le matériel génétique devait répondre aux critères suivants: avoir une vigueur et une variabilité génétique appropriées, avoir la capacité de bien concurrencer les autres plantes, de survivre aux attaques des ravageurs et de montrer une bonne vigueur de croissance dans les environnements stressants. Vilena (1974) rapporta les résultats de deux cycles de sélection pleins fréres chez trois populations de maïs tropicaux. Le cycle 2 montra une supériorité de rendement de 33 pour cent par rapport au cycle C_0. Paliwal et Sparague (1981) signalèrent les résultats d'une sélection pleins frères pendant deux à trois cycles chez 13 populations de maïs tropicaux. Les gains en rendement varièrent de 0,8 à 9,8 pour cent (avec une moyenne de 3,4 pour cent) suivant le niveau de rendement et la composition des populations. Ces gains étaient semblables à la moyenne des gains signalés par Sprague et Eberhart (1977) et Hallauer et Miranda (1981). Pandey *et al.* (1986) rapportèrent les résultats de sélections pleins frères menées dans six environnements, faisant intervenir huit populations tropicales tardives. Le gain de rendement moyen par cycle fut de 1,31 pour cent. Pour les huit populations tardives, le nombre de jours pour la sortie des soies et la hauteur d'insertion de l'épi diminuèrent respectivement de 0,59 et 1,77 pour cent par cycle, tandis que le nombre d'épi par plante augmenta de 0,87 pour cent. Pandey *et al.* (1987) signalèrent les gains de sélection dans une autre série de populations de maïs tropicaux moyennement tardives, á partir d'une expérimentation menée dans sept environnements. Le gain moyen de rendement augmenta de 0,31 pour cent par cycle et la hauteur d'insertion de l'épi diminua de 0,47 pour cent par cycle; le nombre d'épi par plante augmenta de 1,05 pour cent par cycle.

La sélection pleins fréres a aussi été utilisée avec succès pour d'autres caractères que le rendement. On l'a utilisée pour réduire la hauteur de plante, la hauteur d'insertion de l'épi, la taille de la panicule, l'intervalle anthèse-sortie des soies, la stérilité de l'épi, pour augmenter la précocité, et pour améliorer la prolificité, l'indice de récolte, la tolérance à la sécheresse, aux maladies et aux insectes. Les maïs tropicaux sont généralement de haute taille et feuillus, leur indice de récolte est bas. Pour ces raisons on considére la réduction de la hauteur de plante et de la surface foliaire comme souhaitables. Johnson *et al.* (1986) utilisèrent un schéma de sélection pleins frères modifié pour réduire la hauteur de plante de grandes populations de *Tuxpeño* (photo 49).

Ils menérent une sélection récurrente pendant 15 cycles. Le tableau 15, qui présente les résultats, montre que la sélection permit de réduire la hauteur de plante de 282 à 179 cm, correspondant à une réduction de 2,4 pour cent par cycle. La majorité de la réduction concerna la hauteur sous l'épi: la hauteur d'insertion de l'épi de C_{15} était la moitié de celle de C_0. La réduction de la hauteur de plante s'accompagna d'une augmentation de rendement de 4,14 à 6,31 tonnes/ha, soit 3,30 pour cent par cycle et même de 4,40 pour cent à la densité optimum de 64 000 plantes à l'hectare. Plusieurs programmes nationaux tropicaux ont décidé de réduire la taille pour augmenter le rendement. Les maïs tropicaux ont généralement de grandes panicules et de longues et larges feuilles au-dessus de l'épi. Edmeades et Johnson (1987) signalèrent les résultats d'une sélection récurrente pleins frères de six cycles sur trois populations, pour réduire la taille de la panicule en réduisant son nombre de ramifications. La sélection aboutit à des panicules plus petites (avec un nombre de ramifications plus faible) et à une réduction de la surface foliaire au-dessus de l'épi. Elle entraîna aussi une augmentation significative de l'optimum de densité (plante/ha) pour le rendement en grain maximum, une diminution significative de l'intervalle anthèse-sortie des soies, une diminution du nombre de jours du semis à 50 pour cent de sortie des soies et une augmentation de l'indice de récolte.

Une étude de Pandey et Gardner (1992) montra que presque 50 pour cent des sélectionneurs des programmes nationaux utilisaient des schémas de sélection pleins frères pour lesquels ils investissaient 12,4 pour cent de leurs ressources. Un schéma de sélection de familles de pleins frères est assez facile à conduire. Il ne présente pas beaucoup de problèmes de concordance de floraison pour la réalisation des croisements comme c'est le cas lors de l'utilisation de testeurs. On peut ainsi produire facilement la quantité de semences nécessaire pour les évaluations. Les descendances sont relativement vigoureuses et présentent suffisamment de variabilité génétique entre elles. On peut utiliser la sélection pleins frères pour différents caractères; elle mériterait d'être plus largement utilisée pour l'amélioration intrapopulation des populations de maïs tropicaux (Hallauer, 1992).

Sélection sur les descendances autofécondées

L'inbreeding entraîne immédiatement des effets évidents tels que la réduction de la vigueur et de la productivité, la réduction de la stature de la plante, le retard à la floraison et une plus grande sensibilité aux ravageurs (Hallauer et Miranda, 1988). Pour ces raisons-là, l'utilisation de la sélection sur les descendances autofécondées (S_1) fut au départ assez restreinte. On l'utilisa par la suite pour des caractères comme la résistance aux maladies et aux insectes, pour lesquels elle permet la détection de gènes de résistance aux maladies dans les descendances S_1 Penny, Scott et Gutheric (1967) signalèrent de grands progrès pour la tolérance à la pyrale en cinq générations de sélection sur les descendances S_1. Jinahyon et Russell (1969) obtinrent, en trois cycles, une amélioration significative de la tolérance à la pourriture de la racine de la variété *Lancaster* et de ses *test-crosses*. Devey et Russell (1983) résumèrent les effets de sept cycles de sélection pour la qualité des tiges chez la variété *Lancaster*. Ils conclurent que la sélection sur les descendances S_1 avait été efficace pour améliorer la qualité des racines mais qu'elle avait corrélativement entraîné une maturité plus tardive et une réduction du rendement grain. D'autres chercheurs ont signalé l'augmentation du rendement du synthétique *Iowa Stiff Stal*, *Lancaster* et d'autres populations tempérées en utilisant la sélection sur les S_1 et les S_2. Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) ont résumé ces travaux. Ils calculèrent un gain génétique moyen de 3,36 pour cent par cycle pour l'amélioration individuelle de 17 populations, et de 1,76 pour cent pour les croisements de populations. Iglesias et Hallauer

(1991) et Lamkey (1992) signalèrent des augmentations de rendement faibles avec la sélection sur les S_1 et S_2. D'autre part, Stojsin et Kannenberg (1994) signalèrent de bons rendements obtenus à partir de sélection de descendances autofécondées. Gingera, Davis et Groth (1994) utilisèrent la sélection pedigree pour l'amélioration de la résistance partielle à la rouille, commune chez trois populations de maïs doux. Les lignées F_5, issues de quatre générations d'autofécondation, montrèrent une moyenne de sévérité à la maladie plus faible que celle de la population F_2 d'origine. Eberhart *et al.* (1995) insistèrent sur le fait que la sélection sur les descendances autofécondées n'était pas efficace pour des caractères tels que le rendement, la prolificité, la fertilité des épis et la résistance à la verse racinaire et des tiges.

Chez le maïs tropical, Jinahyon et Moore (1973) rapportèrent un gain en rendement de 8,3 pour cent par cycle chez le composite *Thay 1*, avec une sélection sur les S_2 sur deux cycles. Darrah (1986) signala, chez le composite *Kitale A*, un gain en rendement sur les descendances autofécondées de 0,9 pour cent par cycle, sur cinq cycles de sélection. Il n'observa, par contre, aucun gain de rendement sur les *test-crosses* de cette population. Sriwatanapongse, Jinahyon et Vasal (1993) utilisèrent avec succès la sélection des descendances autofécondées pour développer le composite *Thay 1* et pour améliorer sa tolérance au mildiou duveteux. Après deux cycles de sélection S_1, le rendement de la population sélectionnée était supérieur de 17 pour cent à celui de la population de départ. On diffusa la population améliorée sous le nom de *Suwan 1*, qui est maintenant utilisée comme source génétique pour la résistance au mildiou par divers programmes dans le monde. Dhillon et Khehra (1989) proposèrent une modification du système de sélection sur les S_1 permettant de réduire le temps nécessaire à l'accomplissement d'un cycle à deux saisons, et d'augmenter ainsi le gain de sélection par cycle/an en observant et en recombinant les familles de S_1 en une seule saison. On sème la parcelle de recombinaison comme une pépinière de *top-crosses* de demi-frères, les rangs femelles sont castrés et le mélange de toutes les familles S_1 sert de pollinisateur. On utilise les épis demi-frères sélectionnés à partir des rangs de S_1 pour constituer le nouveau cycle de sélection S_1. Dhillon et Malhi (1996) signalèrent des gains de rendement de 3,2 pour cent par cycle sans effet significatif sur la hauteur de plante et la maturité.

Dhillon et Khehra (1989) et Dhillon (1991b) suggérèrent d'alterner des cycles de sélection récurrente de demi-frères et de S_1. Ils signalèrent deux avantages à ce procédé: (i) la sélection est basée sur les performances des lignées aussi bien que sur les croisements de familles; (ii) on peut mener un cycle de sélection demi-frères et de sélection S_1 en quatre saisons. Dhillon (1993) insista sur le fait que cette approche convenait particulièrement à la sélection pour la tolérance aux insectes. Elle permet une évaluation des mêmes génotypes pendant deux générations. Dhillon et Malhi (1996) signalèrent que chez le composite de maïs *Parbhat* la sélection S_1 aboutit à un gain en rendement de 16,1 pour cent sans différence significative pour la hauteur et la maturité.

Sélection de *test-crosses*

On utilise le schéma de sélection de *test-crosses* pour améliorer le rendement propre d'une population en même temps que son aptitude générale ou spécifique à la combinaison suivant le type testeur utilisé. On utilise généralement l'évaluation des *top-crosses* de familles de S_1-demi-frères pour l'aptitude générale à la combinaison et celle des S_1-pleins frères et des S_2-pleins frères pour l'aptitude spécifique à la combinaison. Ces schémas se composent essentiellement (i) de l'autofécondation et simultanément, du croisement de chaque plante sur un testeur; (ii) de l'évaluation des croisements dans des essais conduits dans plusieurs environnements;

et (iii) de la recombinaison des semences restantes des *top- crosses* sélectionnés pour démarrer le nouveau cycle de sélection. Le choix du testeur dépend des objectifs de sélection, des testeurs disponibles et de la valeur relative des effets additifs et non additifs des gènes considérés comme importants dans les croisements. Le schéma pour l'aptitude générale à la combinaison proposé par Jenkins (1940) était basé sur la supposition que les effets génétiques additifs étaient plus importants et que, par conséquent, les testeurs à large base génétique seraient plus efficaces. Les schémas proposés par Hull (1945) pour l'amélioration de l'aptitude spécifique à la combinaison étaient basés sur la supposition que les effets de super dominance étaient plus importants et que, par conséquent, on devait utiliser une lignée ou un hybride simple comme testeur pour sélectionner les allèles complémentaires de ce testeur. Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) résumèrent les résultats obtenus avec l'utilisation des schémas de sélection *test-crosses* chez 14 populations cités dans dix publications. Les gains de sélection par cycle, sur deux à huit cycles, avaient une moyenne de 3,51 pour cent d'augmentation de rendement pour les populations et de 2,3 pour cent d'augmentation de rendement pour les croisements de populations. Ces analyses et les résultats rapportés par Horner *et al.* (1973), Russell, Eberhart et Vega (1973), montrèrent que les schémas de sélection *test-crosses* furent créés au départ pour développer des populations dont on pourrait extraire des lignées pour la création d'hybrides. Ces schémas furent très efficaces pour l'amélioration individuelle de populations. Dhillon et Malhi (1996) suggérèrent que des testeurs à base génétique étroite seraient préférables à ceux à large base génétique pour les deux objectifs à la fois, et qu'une bonne lignée testeur devrait également être utilisée pour l'amélioration intrapopulation.

SCHÉMAS DE SÉLECTION INTERPOPULATION

Ce sont Comstock, Robinson et Harvey (1949) qui introduisirent le concept de sélection récurrente interpopulation pour l'amélioration simultanée de deux populations. Ils conçurent ces schémas dans l'intention d'exploiter tous les types possibles d'actions géniques responsables de l'hétérosis plutôt que de mettre l'accent soit sur les locus ayant des allèles partiellement ou complètement dominants et sur l'aptitude générale à la combinaison comme dans le schéma de Jenkin (1940), soit sur la superdominance des allèles et l'aptitude spécifique à la combinaison comme cela était le principal objectif dans le schéma de Hull (1945). Par conséquent, on utilise les schémas de sélection récurrente réciproque lorsque l'on souhaite mettre d'abord l'accent sur les performances des croisements de populations plutôt que sur celles des populations prises individuellement. Dans les schémas de sélection interpopulation, on utilise deux populations opposées formant une paire hétérotique, dans le but de créer un hybride à partir des descendances des deux populations. Ce système permet aux sélectionneurs de tirer profit de tous les types de variabilité génétique existant chez les deux populations opposées (Hallauer, 1992; Pandey et Gardner, 1992).

Sélection récurrente réciproque demi-frères

Le schéma original que proposèrent Comstock, Robinson et Harvey (1949) était un schéma de sélection récurrente réciproque de demi-frères. Il présentait les étapes suivantes: (i) choix de deux populations A et B, appelées populations opposées ou populations réciproques, pour les améliorer simultanément; (ii) autofécondation des plantes individuelles que l'on croise en même temps, avec un échantillon aléatoire de la population réciproque; (iii) test pour le rendement dans plusieurs environnements des

familles de demi-frères de chaque population; et (iv) recombinaison des semences S_1 des familles sélectionnées de chaque population pour former les nouvelles populations A et B du nouveau cycle de sélection. Le schéma nécessite trois saisons de culture pour compléter un cycle. Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) résumèrent les résultats de divers sélectionneurs ayant utilisé ce système. Ils calculèrent que le gain génétique moyen pour le rendement était de 0,78 pour cent pour les populations, et de 3,43 pour cent pour les croisements entre populations réciproques.

Des scientifiques suggérèrent des modifications pour améliorer la taille de l'échantillon de la population testeur et pour réduire le travail entraîné par la pollinisation manuelle des *top-crosses* . Paterniani (1970) suggéra un schéma de sélection récurrente réciproque des demi-frères sans autofécondation ni production de S_1, pour lequel il proposa les étapes décrites ci-après. On sème dans une parcelle d'isolement les épi-lignes de la population A comme parents femelles (famille de demi-frères) et la population B comme parents mâles pour produire le croisement A x B. On sème de la même façon, dans une autre parcelle isolée, la production du *top-cross* réciproque B x A. On teste ensuite, dans des essais de rendement, les familles de demi-frères A x B et B x A. On recroise entre elles les semences restantes des meilleures familles de la population A pour produire la nouvelle population A_1. On produit de la même façon la nouvelle population B_1 et le cycle de sélection se répète ainsi. Paterniani et Vencovsky (1977) publièrent les résultats d'un cycle d'une telle sélection récurrente faisant intervenir la population orange *Caetano* et la population dentée jaune *Piramex*. Ils constatèrent un gain de 6 pour cent des rendements des populations, une augmentation des rendements des croisements entre populations de 7,5 pour cent et une amélioration de la résistance à la verse. Paterniani (1970, 1978) suggéra une autre modification de ce système à partir des descendances demi-frères et de la prolificité. Ce schéma combine les avantages des schémas demi-frères intra et interpopulations; il permet des gains plus élevés à la fois pour les performances des populations prises individuellement et pour les performances des croisements de populations. Eberhart, Debela et Hallauer (1973) et Russell et Eberhart (1975) suggérèrent une autre modification du schéma de sélection récurrente réciproque consistant à utiliser des lignées pures comme testeurs des populations réciproques. Théoriquement l'utilisation d'une lignée testeur peut apporter des gains de sélection plus élevés en raison d'une héritabilité plus grande et du fait que la sélection d'hybrides spécifiques commence en même temps que les cycles d'amélioration des populations (Eberhart *et al.*, 1995).

Sélection récurrente réciproque pleins frères

Ce sont Villena (1965), Lonnquist et Williams (1967), Hallauer et Eberhart (1970), Eberhart (1970) et Jones, Compton et Gardner (1971), qui les premiers utilisèrent la sélection récurrente réciproque à partir de familles de pleins frères. Les étapes fondamentales de ce schéma sont les mêmes que celles du schéma de sélection récurrente réciproque de demi-frères; la principale différence réside dans le fait qu'on utilise les familles de pleins frères pour l'évaluation et la sélection (à partir de plantes prolifiques à deux épis). On produit les pleins frères en croisant des plantes individuelles de la population A avec la population B et vice versa. Autant que possible, on utilise les mêmes plantes de chaque population A et B pour la production des pleins frères réciproques. Le deuxième épi de chaque plante est autofécondé pour produire les familles de S_1. On teste ensuite les familles de pleins frères dans des essais multilocaux où seul un jeu des familles réciproques de pleins frères est testé. Ainsi, ce schéma est plus économique et plus efficace, au niveau des ressources nécessaires pour la phase

d'évaluation, que celui de la sélection récurrente réciproque des demi-frères (Hallauer, 1992). Les S_1 sélectionnées correspondant aux meilleures familles de pleins frères des descendances de S_1 de chacune des deux populations sont recombinées pour produire les nouvelles populations A et B pour le nouveau cycle de sélection. Le recroisement peut être fait dans une parcelle de croisement isolée où toutes les S_1 sélectionnés d'une population sont semées et castrées, avec le mélange de S_1 sélectionnées servant de pollinisateur. Ce schéma nécessite trois saisons par cycle de sélection.

On a proposé des modifications au schéma de sélection réciproque de pleins frères qui ne nécessitent ni la prolificité ni la présence d'un deuxième épi. Une de ces modifications est la sélection des familles de S_1, basée sur les croisements réciproques de familles S_1 x S_1 (Marquez-Sanchez, 1982). Les diverses opérations de ce schéma de sélection sont les suivantes: (i) production des familles de S_1 dans les deux populations A et B; (ii) préparation des lignes de croisements par paire entre les familles de S_1 de la population A et celles de la population B et vice versa; (iii) évaluation des croisements S_1 x S_1 dans des essais rendements multilocaux; et (iv) recroisement entre elles, à partir des semences restantes, des familles de S_1 correspondant aux meilleurs croisements de chaque population, pour produire le cycle suivant de populations A et B. Ce schéma nécessite quatre saisons pour compléter un cycle. La sélection de familles de S_1 basée sur le test de croisement des lignées suggérée par Eberhart et Russell (1975) est aussi un procédé modifié de la sélection récurrente réciproque de pleins frères (Pandey et Gardner, 1992). Moreno-Gonzalez et Hallauer (1982) conçurent un schéma combinant la sélection des S_2 et la sélection récurrente réciproque des pleins frères. Ce schéma présente les étapes suivantes: (i) production des familles de S_1 dans les populations A et B; (ii) semis en ligne des paires de S_1 de A et B, autofécondations de plantes sur chaque ligne pour produire les S_2 et croisements pour produire les épis pleins frères; (iii) évaluation des pleins frères ainsi que des descendances de S_2 correspondantes; et (iv) recroisement des semences restantes correspondant aux familles sélectionnées pour produire les nouvelles populations A et B. Ce schéma nécessite aussi quatre saisons pour compléter un cycle. Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) décrivirent d'autres modifications aux schémas de sélection récurrente réciproque ainsi que les avantages et les inconvénients de chaque système. Jusqu'à maintenant, on a largement utilisé les schémas de sélection récurrente réciproque pour améliorer les performances des croisements de populations des germplasms tempérés. Darrah, Eberhart et Penny (1978) à Kitale, au Kenya, et Paterniani et Vencovsky (1978), au Brésil, firent quelques travaux limités sur des germplasms tropicaux. Pandey et Gardner (1992), dans leur étude sur les méthodes de sélection utilisées par les programmes nationaux tropicaux pour l'amélioration du maïs, montrèrent que l'utilisation des schémas de sélection récurrente pour l'amélioration des populations de maïs tropicaux reste jusqu'à présent très limitée.

CHOIX D'UN SCHÉMA DE SÉLECTION

Les sélectionneurs-maïs disposent aujourd'hui d'un grand nombre de schémas de sélection pour l'amélioration des populations. Quand les recommandations décrites dans ce chapitre sont suivies, n'importe quel schéma peut conduire à des gains de sélection appréciables. Hallauer, Russell et Lamkey (1988) étudièrent, à partir des résultats d'une méthode de sélection conduite sur différentes populations et de différentes méthodes de sélection conduites sur des populations communes, les différences de gains qui résultent des différentes méthodes et

populations. Paliwal et Sprague (1981) rapportèrent des gains pour l'amélioration du rendement sur 13 populations après deux ou trois cycles de sélection pleins frères. Darrah (1986) résuma les gains de sélection pour l'amélioration du rendement de trois populations avec cinq schémas de sélection récurrente intrapopulation et trois d'interpopulation. Les résultats donnés par Paliwal et Sprague (1981) et Darrah (1986) démontrèrent que les réponses des différentes méthodes et des différentes populations sont semblables (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). Paliwal et Sprague (1981) précisèrent que la réponse des populations varie en fonction de leur composition génétique. Les différences de réponses entre les méthodes pour une même population pourraient aussi s'expliquer par la façon dont on mesure les réponses directes et indirectes à la sélection (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988).

Paterniani (1990) résuma les divers facteurs qui peuvent augmenter ou diminuer les gains attendus d'une sélection. Ces facteurs sont: le type d'action génique, le choix de la population, sa variance génétique et sa taille, l'intensité de sélection, le contrôle des parents, le nombre de saisons nécessaire par cycle, la qualité de la sélection, de l'évaluation et de la recombinaison, le nombre de caractères et de caractères corrélés, et finalement la continuité, la patience, la persistance dans la conduite des cycles de sélection nécessaires. Hallauer (1992) et Moreno-Gonzalez et Cubero (1993) donnèrent les lignes directrices détaillées pour le choix d'un schéma de sélection récurrente. Sprague et Eberhart (1977), Gardner (1978), Empig, Gardner et Compton (1981), Hallauer et Miranda (1988), Hallauer, Russell et Lamkey (1988), Hallauer (1992), Pandey et Gardner (1992), et Moreno-Gonzalez et Cubero (1993), décrivirent les aspects théoriques des divers schémas de sélection et les équations pour prédire les progrès de sélection pour les différents schémas. Théoriquement, les méthodes de sélection des descendances autofécondées (S_1 et S_2) ont les gains génétiques attendus les plus importants par cycle. Toutefois, chaque schéma a donné de bons résultats dans des circonstances spécifiques. L'efficacité de n'importe quelle méthode dépend de l'équilibre de deux forces principales - sélection et dérive génétique - qui affectent la fréquence des allèles d'une population. Stojsin et Kannemberg (1994) comparèrent différents schémas de sélection pour cinq populations et cinq caractères. Ces caractères étaient: l'indice de performance non ajusté, l'indice de performance ajusté, le rendement, l'humidité et le pourcentage de verse. Leurs résultats montrèrent que la sélection des descendances autofécondées donnaient la meilleure réponse suivie par la sélection de demi-frères. Toutefois, la réponse à la sélection était contrecarrée par la dérive génétique qui tendait à agir en direction opposée. La sélection des descendances autofécondées entraîna le plus de dérive génétique et celle des demi-frères le moins. On ne peut éliminer totalement la dérive génétique en raison de la réduction de la taille de la population sélectionnée à chaque cycle. La perte de vigueur due à l'inbreeding et la dérive génétique peuvent être minimisées en recombinant un grand nombre de familles sélectionnées. Stojsin et Kennenberg (1994) indiquèrent que le schéma de sélection pleins frères semblait être plus efficace pour un programme à long terme. La sélection épi-ligne modifiée fonctionne efficacement durant les premiers cycles de sélection des populations à large base génétique, pour des caractères à forte héritabilité. La sélection des descendances autofécondées et la sélection récurrente réciproque devraient être utilisées durant les cycles finaux de sélection pour des caractères présentant une faible héritabilité.

BIBLIOGRAPHIE

Arboleda-Rivera, F. & Compton, W.A. 1974. Differential response of maize to mass selection in diverse selection environments. *Theor. Appl. Genet.*, 44: 77-81.

Bjarnason, M. & Vasal, S.K. 1992. Breeding of quality protein maize (QPM). *Plant Breed. Rev.*, 9: 181-216.

Bolaños, J. & Edmeades, G.O. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. II. Response in selection behavior. *Field Crops Res.*, 31: 253-268.

Brim, C.A. 1966. A modified pedigree method of selection in soybeans. *Crop Sci.*, 6: 220.

CIMMYT. 1974. *Symp. Proc. Worldwide Maize Improv. in the 70s and the Role of CIMMYT.* Mexico, DF.

CIMMYT. 1986. *Development, maintenance and seed multiplication of open pollinated maize varieties.* Mexico, DF.

CIMMYT. 1999. The maize program CIMMYT 1999. *Development, maintenance and seed multiplication of open-pollinated maize varieties*, 2nd ed. Mexico, DF.

Compton, W.A. & Comstock, R.E. 1976. More on modified ear-to-row selection in corn. *Crop Sci.*, 16: 122.

Compton, W.A., Mumm, R.F. & Mathema, B. 1979. Progress from adaptive mass selection in incompletely adapted maize populations. *Crop Sci.*, 19: 531-533.

Comstock, R.E., Robinson, H.F. & Harvey, P.H. 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. J.*, 41: 360-367.

Darrah, L.L. 1986. Evaluation of population improvement in the Kenya maize breeding methods study. *In* B. Gelaw, ed. *To Feed Ourselves: Proc. 1st Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop*, p. 160-176. Mexico, DF, CIMMYT.

Darrah, L.L., Eberhart, S.A. & Penny, L.H. 1978. Six years of maize selection in Kitale synthetic II, Ecuador 573 and Kitale composite A using methods of the comprehensive breeding system. *Euphytica*, 27: 191-204.

De León, C., Kitbamroong, C., Buangsuwan, D. & Tanboonrek, P. 1995. Selection for resistance to aflatoxin formation in maize through seed inoculation. *Food Add. Contam.*, 12(3): 491-495.

De León, C. & Pandey, S. 1989. Improvement of resistance to ear and stalk rots and agronomic traits in tropical maize gene pools. *Crop Sci.*, 29: 12-17.

Devey, M.E. & Russell, W.A. 1983. Evaluation of recurrent selection for stalk quality in a maize cultivar and effects on other agronomic traits. *Iowa State J. Sci.*, 58: 207-219.

Dhillon, B.S. 1991a. Recurrent mass selection based on selfed plant evaluation in allogamous species. *Crop Sci.*, 31: 1075-1077.

Dhillon, B.S. 1991b. Alternate recurrent selection of S_1 and half-sib families for intrapopulation improvement. *Maydica*, 36: 45-48.

Dhillon, B.S. 1993. Alternate recurrent selection. *Crop Sci.*, 33: 650.

Dhillon, B.S. & Khehra, A.S. 1989. Modified S_1 recurrent selection in maize improvement. *Crop Sci.*, 29: 226-228.

Dhillon, B.S., Khehra, A.S. & Singh, M. 1987. Modified full-sib selection and estimation of genetic parameters. *Theor. Appl. Genet.*, 73: 672-674.

Dhillon, B.S. & Malhi, N.S. 1996. Recent advances in recurrent selection for intrapopulation improvement. (in press)

Dudley, J.W., Alexander, D.E. & Lambert, R.J. 1975. Genetic improvement of modified protein maize. In *High quality protein maize*, p. 120-135. Stroudsburg, PA, USA, Dowden, Hutchinson and Ross.

Eberhart, S.A. 1970. Factors effecting efficiencies of breeding methods. *Afr. Soils*, 15: 655-667.

Eberhart, S.A., Debela, S. & Hallauer, A.R. 1973. Recurrent selection in the BSSS and BSCB1 maize populations and half-sib selection in BSSS. *Crop Sci.*, 13: 451-456.

Eberhart, S.A., Salhuana, W., Sevilla, R. & Taba, S. 1995. Principles for tropical maize breeding. *Maydica*, 40: 339-355.

Edmeades, G.O. 1995. *Annual research progress report. Maize physiology.* Mexico, DF, CIMMYT.

Edmeades, G.O., Bolaños, J. & Lafitte, H.R. 1990. Selecting for drought tolerance in maize adapted to the lowland tropics. In *Proc. 4th Asian Reg. Maize Workshop,* Islamabad, Pakistan, p. 34. Bangkok, CIMMYT-ARMP.

Empig, L.T., Gardner, C.O. & Compton, W.A. 1981. *Theoretical gains for different population improvement procedures.* Nebraska Agricultural Experiment Station No. MP26. (revised)

Fasoulas, A. 1973. *A new approach to breeding superior yielding varieties.* Publ. No. 4. Thessaloniki, Greece, Department of Genetics and Plant Breeding, Aristotelian University of Thessaloniki.

Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Johnson, E.C. 1987. Recurrent selection for reduced tassel branch number and reduced leaf area density above the ear in tropical maize populations. *Crop Sci.*, 27: 1150-1156.

Gardner, C.O. 1961. An evaluation of effects of mass selection and seed irradiation with thermal neutrons on yield of corn. *Crop Sci.*, 1: 241-245.

Gardner, C.O. 1969. The role of mass selection and mutagenic treatment in modern corn breeding. *Proc. 24th Corn Res. Conf.*, p. 15-21. American Seed Trade Association.

Gardner, C.O. 1978. Population improvement in maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics,* p. 207-228. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Gingera, G.R., Davis, D.W & Groth, J.V. 1994. Pedigree selection for improved partial resistance to common leaf rust in Sweet Corn. *Crop Sci.*, 34: 615-620.

Granados, G., Pandey, S. & Ceballos, H. 1993. Response to selection for tolerance to acid soils in a tropical maize population. *Crop Sci.*, 33: 936-940.

Hallauer, A.R. 1985. Compendium of recurrent selection methods and their application. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 3: 1-33.

Hallauer, A.R. 1992. Recurrent selection in maize. *Plant Breed. Rev.*, 9: 115-179.

Hallauer, A.R. 1994. Registration of BS28 and BS29 maize germplasm. *Crop Sci.*, 34: 544-545.

Hallauer, A.R. & Eberhart, S.A. 1970. Reciprocal full-sib selection. *Crop Sci.*, 10: 315-316.

Hallauer, A.R. & Miranda, J.B. 1981. *Quantitative genetics in maize breeding,* 1st ed. Ames, IA, USA, Iowa State University Press.

Hallauer, A.R. & Miranda, J.B. 1988. *Quantitative genetics in maize breeding,* 2nd ed. Ames, IA, USA, Iowa State University Press.

Hallauer, A.R., Russell, W.A. & Lamkey, K.R. 1988. Corn breeding. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* p. 463-564. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Hallauer, A.R. & Sears, J.H. 1972. Integrating exotic germplasm into Corn Belt maize breeding programs. *Crop Sci.*, 12: 203-206.

Horner, E.S., Lundy, H.W., Lutrick, M.C. & Chapman, W.H. 1973. Comparison of three methods of recurrent selection in maize. *Crop Sci.*, 13: 485-489.

Hull, F.H. 1945. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 37: 134-145.

Iglesias, C.A. & Hallauer, A.R. 1991. Response to S_2 recurrent selection in exotic and semiexotic populations of maize (*Zea mays* L.). *J. Iowa Acad. Sci.*, 98(1): 4-13.

Jenkins, M.T. 1940. The segregation of genes affecting yield of grain in maize. *J. Am. Soc. Agron.*, 32: 55-63.

Jinahyon, S. & Moore, C.L. 1973. Recurrent selection techniques for maize improvement in Thailand. *Agron. Abstr.*, p. 7.

Jinahyon, S. & Russell, W.A. 1969. Evaluation of recurrent selection for stalk rot resistance in an open pollinated variety of maize. *Iowa State J. Sci.*, 43: 229-237.

Johnson, E.C., Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Palmer, A.F.E. 1986. Recurrent selection for reduced plant height in lowland tropical maize. *Crop Sci.*, 26: 253-260.

Jones, L.F., Compton, W.A. & Gardner, C.O. 1971. Comparison of full-sib and half-sib reciprocal recurrent selection. *Theor. Appl. Genet.*, 41: 36-39.

Jugenheimer, R.W. 1985. *Corn improvement, seed production and uses.* Malabar, FL, USA, Robert E. Krieger Publishing.

Juvik, J.A., Jangulo, M.C., Headrick, J.M., Pataky, J.M. & Tracy, W.F. 1993. Kernel changes in a Shrunken2 maize population associated with selection for increased field emergence. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 118: 135-140.

Khehra, A.S., Dhillon, B.S., Saxena, V.K., Malhotra, V.V., Kapoor, W.R. & Malhi, N.S. 1989. Full-sib selection and simultaneous improvement of grain yield, maturity and plant height in an open-pollinated population of maize. *SABRAO J.*, 20: 109-117.

Lamkey, K.R. 1992. Fifty years of recurrent selection in the Iowa Stiff Stalk Synthetic maize population. *Maydica*, 37: 19-38.

Lonnquist, J.H. 1964. Modification of the car-to-row procedure for the improvement of maize populations. *Crop Sci.*, 4: 227-228.

Lonnquist, J.H. 1967. Genetic variability in maize and indicated procedure for its maximum utilization. *Cien. Cult.*, 19: 135-144.

Lonnquist, J.H. & Williams, N.E. 1967. Development of maize hybrids through selection among full-sib families. *Crop Sci.*, 7: 369-370.

Márquez-Sánchez, F. 1982. Modifications to cyclic hybridization in maize with single-eared plants. *Crop Sci.*, 22: 314-319.

Miranda, J.B. 1985. Breeding methodologies for tropical maize. *In* A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics*, p. 177-206. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Moll, R.H. & Robinson, H.F. 1966. Observed and expected response in four selection experiments in maize. *Crop Sci.*, 6: 319-324.

Morello, C.D. 1994. Effect of plant densities in mass selection for prolificacy in maize (*Zea mays* L.). *Cien. Prat.*, 18(4): 357-364.

Moreno-González, J. & Cubero, J.I. 1993. Selection strategies and choice of breeding methods. *In* M.D. Hayward, N.O. Bosemark & I. Romagosa, eds. *Plant breeding: principles and prospects*, p. 281-313. London, Chapman & Hall.

Moreno-González, J. & Hallauer, A.R. 1982. Combined S_2 and crossbred family selection in full-sib reciprocal selection. *Theor. Appl. Genet.*, 61: 353-358.

Paliwal, R.L. & Sprague, E.W. 1981. *Improving adaptation and yield dependability in maize in the developing world.* Mexico, DF, CIMMYT.

Pandey, S., Diallo, A.O., Islam, T.M.T. & Deutsch, J.A. 1986. Progress from selection in eight tropical maize populations using international testing. *Crop Sci.*, 26: 879-884.

Pandey, S., Diallo, A.O., Islam, T.M.T. & Deutsch, J.A. 1987. Response to full-sib selection in four medium maturity maize populations. *Crop Sci.*, 27: 617-622.

Pandey, S. & Gardner, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.*, 48: 1-87.

Pandey, S., Vasal, S.K., De León, C., Ortega, A., Granados, G. & Villegas, E. 1984. Development and improvement of maize populations. *Genetika*, 16: 23-42.

Paterniani, E. 1970. Esquemas modificados de selecao recorrente reciproca. *Rel. Cient. Inst. Genet. ESALQ/USP*, 4: 83.

Paterniani, E. 1978. Phenotypic recurrent selection for prolificacy in maize. *Maydica,* 23: 29-34.

Paterniani, E. 1990. Maize breeding in the tropics. *Crit. Rev. Plant Sci.,* 9: 125-154.

Paterniani, E. & Vencovsky, R. 1977. Reciprocal recurrent selection in maize. *Maydica,* 22: 141-152.

Paterniani, E. & Vencovsky, R. 1978. Reciprocal recurrent selection based on half-sib progenies and prolific plants in maize (*Zea mays* L.). *Maydica,* 23: 209-219.

Penny, L.H., Scott, G.E. & Guthrie, W.D. 1967. Recurrent selection for European corn borer resistance. *Crop Sci.,* 7: 407-409.

Russell, W.A. & Eberhart, S.A. 1975. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent and testcross selection programs. *Crop Sci.,* 15: 1-4.

Russell, W.A., Eberhart, S.A. & Vega, O.U.A. 1973. Recurrent selection for specific combining ability for yield in two maize populations. *Crop Sci.,* 13: 257-261.

San Vicente, F.M. & Hallauer, A.R. 1993. Mass selection for adaptation in Antigua maize (*Zea mays* L.) composite. *J. Iowa Acad. Sci.,* 100: 9-12.

Singh, M., Khehra, A.S. & Dhillon, B.S. 1986. Direct and correlated response to recurrent full-sib selection for prolificacy in maize. *Crop Sci.,* 26: 275-278.

Sprague, G.F. & Eberhart, S.A. 1977. Corn breeding. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement,* p. 305-362. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Sprague, G.F. & Tatum, L.A. 1942. General versus specific combining ability in single cross of corn. *J. Am. Soc. Agron.,* 34: 923-932.

Sriwatanapongse, S., Jinahyon, S. & Vasal, S.K. 1993. *Suwan-1: maize from Thailand to the world.* Mexico, DF, CIMMYT.

Stojsin, D. & Kannenberg, L.W. 1994. Genetic changes associated with different methods of recurrent selection in maize populations. I. Directly selected traits. *Crop Sci.,* 34: 1466-1472.

Troyer, A.F. & Brown, W.L. 1976. Selection for early flowering in corn: seven late synthetics. *Crop Sci.,* 25: 695-697.

Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Speciality corns,* p. 80-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Vasal, S.K., Dhillon, B.S. & Pandey, S. 1997. Recurrent selection methods based on evaluation-cum-recombination block. *Plant Breed. Rev.,* 14: 139-163.

Vasal, S.K., Ortega, A.C. & Pandey, S. 1982. *CIMMYT's maize germplasm management, improvement and utilization program.* Mexico, DF, CIMMYT.

Vasal, S.K., Villegas, E., Bjarnason, M., Gelaw, B. & Goertz, P. 1980. Genetic modifiers and breeding strategies in developing hard endosperm opaque-2 materials. *In* W.G. Pollmer & R.H. Phipps, eds. *Improvement of quality traits of maize for grain and silage use,* p. 37-73. The Hague, Netherlands, Martinus, Nijhoff Publ.

Villena, W. 1965. Selección de líneas para habilidad combinatoria general y especifica en el primer ciclo de selección recurrente reciproca en poblaciones de Eto Blanco y Colima 14. In *Proc. 11 Reunión Anual PCCMCA*, Panamá City, p. 31-34. Panamá City, PCCMCA.

Villena, W. 1974. Resultados preliminares de respuestas a dos ciclos de selección en tres poblaciones tropicales de maíz. In *Proc. 20 Reunión PCCMCA,* San Pedro Sula, Honduras. PCCMCA.

Sélection des hybrides de maïs

R.L. Paliwal

Le développement des hybrides de maïs est sans aucun doute l'une des innovations les plus belles et les plus productives dans le domaine de l'amélioration des plantes. Grâce aux hybrides, le maïs est devenu la premiére culture alimentaire á connaître une transformation technologique rapide et étendue de sa production et de sa productivité. Cette innovation devint aussi un catalyseur pour la révolution agricole des autres cultures. Actuellement la révolution hybride ne se limite pas aux espèces á fécondation croisée où elle a connu ses premiers succès. Le développement des hybrides s'est rapidement étendu aux espéces autogames. Les hybrides de coton et de riz sont déjà bien connus pour leurs succès. Le blé hybride pourrait aussi devenir une réalité.

L'utilisation de l'hétérosis, qui permet l'obtention de hauts rendements, a démarré tardivement chez le maïs tropical. La recherche pour la création et l'utilisation d'hybrides maïs à haut rendement fait maintenant l'objet d'une plus grande attention. Les hybrides de maïs se sont bien implantés dans certains environnements subtropicaux et tropicaux où les conditions sont favorables. Bien que la productivité du maïs reste faible dans la majorité des environnements tropicaux, on rencontre aujourd'hui des surfaces importantes où le rendement moyen atteint 5 à 6 tonnes/ha. Il existe des exemples de régions ou de pays où 80 à 90 pour cent des surfaces en maïs sont semées avec des hybrides. Pourtant, le rendement moyen se situe souvent au-dessous des 2 à 2,5 tonnes/ha. On a avancé plusieurs raisons pour expliquer cette situation: les conditions socio-économiques, qui jouent un rôle important, et l'aptitude des hybrides. La qualité des hybrides est fonction de la qualité des parents, elle-même fonction de la qualité du germplasm dont ils ont été extraits. Ce chapitre se concentrera sur le développement de germplasm supérieur pour la création d'hybrides, des parents, lignées ou non, et de leurs combinaisons pour les divers environnements tropicaux où le maïs est cultivé.

HISTOIRE DU DÉVELOPPEMENT DES HYBRIDES DE MAÏS

Du croisement de deux populations parentales aux lignées parentales

L'hybridation variétale en pollinisation contrôlée ou libre est à l'origine du développement d'un grand nombre de variétés commerciales de maïs. Aujourd'hui encore, on assiste à la création de nouvelles variétés dans les champs des agriculteurs par croisement en pollinisation libre. C'est Beal (1880) qui le premier utilisa intentionnellement l'hybridation pour créer des variétés hybrides. Il sema deux variétés dans un champ, sur des lignes contiguës; l'une d'entre elle, le parent femelle, fut castrée tandis que l'autre servit de pollinisateur. Les semences de la variété hybride furent récoltées sur les lignes femelles. Le rendement de cette variété hybride fut supérieur á celui des deux variétés parentales en pollinisation libre. Toutefois, les agriculteurs américains n'adoptérent pas, à cette époque, les variétés hybrides. Deux raisons peuvent expliquer ce refus: (i) le gain en rendement de ces variétés hybrides était faible (Lonnquist et Gardner, 1961; Moll, Salhuana et Robinson, 1962); (ii) le concept d'hybrides était trop avancé pour l'époque (Poehlman, 1987).

La recherche innovatrice de Shull (1908-1909) sur les méthodes de sélection des

lignées pures ouvrit le chemin du succès à la recherche et au développement des hybrides. Ce succès s'appuie maintenant sur quelques 90 années de recherche de la part des sélectionneurs-maïs et des généticiens aux USA et dans d'autres parties du monde. Shull (1908-1909) et East ((1908) furent les premiers à suggérer le schéma des hybrides simples qui met en jeu le croisement de deux lignées pures; ce schéma ne connut pas de succès commercial en raison des difficultés de réalisation et du coût élevé de la production des semences. La sélection des hybrides de maïs devint une réalité commerciale après que Jones (1918) ait suggéré de croiser deux hybrides simples entre eux pour produire un hybride double. Ce système aida au succès économique de la production des semences. Hallauer et Miranda (1988) décrivirent une série d'étapes dans le développement de la recherche des hybrides de maïs depuis les hybrides simples de Shull et East jusqu'au concept moderne de l'utilisation de deux lignées pures pour produire un hybride simple. Après les succès des hybrides doubles avec Jones (1918), les étapes décisives pour le développement des hybrides furent: les tests *top-crosses* pour l'aptitude à la combinaison (Davis, 1927); les prédictions des hybrides doubles (Jenkins, 1934); le testage précoce des lignées (Jenkins, 1935; Sprague, 1946); le concept de la variance génétique et des hybrides (Cockerham, 1961); les hybrides trois voies; et finalement, les hybrides simples avec le développement de lignées pures supérieures à fort rendement. Plusieurs articles exhaustifs de manuels et de revues fournissent des comptes rendus détaillés de la recherche menée pour le développement de la technologie des hybrides maïs (East, 1936; Sprague, 1955; Sprague et Eberhart, 1977; Jenkins, 1978; Jugenheimer, 1985; Poehlman, 1987; Hallauer et Miranda, 1988; Hallauer, Russell et Lamkey, 1988).

Techniquement un hybride est la première génération (F_1) résultant du croisement entre deux génotypes distincts et différents. De nombreux types d'hybrides sont produits de façon systématique dans tous les programmes de sélection pour combiner les caractères de génotypes différents. En sélection maïs, le terme hybride implique que l'hybride F_1 soit cultivé commercialement. L'hybride doit montrer un niveau d'hétérosis raisonnablement élevé pour que sa culture soit économiquement viable. Différents types de maïs hybride furent développés et connurent des succès commerciaux divers. On peut les regrouper en trois classes: les hybrides entre des parents qui ne sont pas des lignées pures (non-lignée); les hybrides entre des parents lignées pures; et les hybrides mixtes faisant intervenir des parents lignées pures et des parents non lignées pures. Les hybrides produits à partir de lignées pures, les plus courants, sont appelés hybrides conventionnels. Les hybrides dont les parents ne sont pas des lignées pures ou les hybrides mixtes, moins courants, sont parfois appelés hybrides non conventionnels (Paliwal, 1986; Vasal, 1986). Le tableau 16 présente différents types d'hybrides pouvant être exploités commercialement.

Populations hétérotiques

L'utilisation de bons géniteurs ou de parents issus de germplasm de qualité supérieure, possédant les caractères agronomiques souhaitables et ayant de bonnes aptitudes spécifiques et générales à la combinaison, est la condition *sine qua non* au développement de tout programme hybride. Un programme d'amélioration des populations pour le développement de variétés en pollinisation libre, composites et synthétiques, peut être conduit à partir d'une seule population adaptée. Un programme de développement d'hybrides nécessite généralement un minimum de deux populations opposées ayant d'excellentes performances individuelles, d'excellentes performances en croisement et un haut niveau d'hétérosis en combinaison hybride. Un exemple bien connu de paire hétérotique est

TABLEAU 16
Différents types de maïs hybrides

Type d'hybride	Variations	Composition
Parents hybrides non-lignée	Croisement de populations	Population A x population B
	Croisement de variétés	Variété 1 x variété 2
	Croisement de synthétiques	Synthétique 1 x synthétique 2
	Croisement entre familles:	
	(a) familles de demi-frères	DF_1 x DF_2
	(b) familles de pleins frères	PF_1x PF_2
Hybrides mixtes: lignées x parent non-lignée	*Top-cross*	Variété x lignée
Hybrides de lignées	Double *top-cross*	Hybride simple x variété
	Hybride double	(A x B) x (C x D)
	Hybride trois voies	(A x B) x C
	Hybride simple	A x B

Reid et *Lancaster* et leurs améliorations dérivées. Celle-ci fut utilisée chez la majorité des hybrides des Etats-Unis. C'est Wellhausen qui mena au début des années 60, en collaboration avec les sélectionneurs-maïs du Mexique, d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud, les premières tentatives d'identification systématique de complexes raciaux élites et de groupes hétérotiques chez le maïs tropical (Wellhausen, 1978; Hallauer, Russell et Lamkey, 1988).

La meilleure paire hétérotique fut *Tuxpeño* croisé avec ETO. *Tuxpeño* se combine bien avec *Cuban flints* et *Coastal tropical flints*. Ces paires et leurs divers dérivés ont été largement utilisés pour la production d'hybrides pour les basses terres tropicales. Goodman (1985) étudia les combinaisons de diverses races tropicales dans le but d'identifier les germplasms tropicaux qui pourraient être utilisés en combinaison avec des germplasms tempérés. Le germplasm dérivé de la race *Tuson* constitue de bonnes paires hétérotiques avec *Tuxpeño*, *Cuban flints* et *Chandelle* (Brown et Goodman, 1977; Goodman et Brown, 1988). Dans les hautes terres d'Afrique, on utilise la paire KS11 et EC573 pour le développement d'hybrides (Darrah, Eberhart et Penny, 1972, 1978; Darrah, 1986). On a aussi utilisé des combinaisons hétérotiques de type tropical x tempéré comme *Tuxpeño* x *American Early Dent* et *Tuson* x *US Southern Dents*.

Peu de pays tropicaux ont essayé de classer systématiquement leurs germplasms (locaux, localement adaptés et germplasms de programme de sélection) en des groupes hétérotiques distincts. Faute d'avoir fait ce travail, ils n'ont pu en utiliser les résultats dans leurs programmes de développement d'hybrides. Avec la création d'un hybride intervariétal (croisement de la variété *Cateto* cornée locale avec la variété dentée *Amarelo*), le Brésil a été l'un des premiers pays à démarrer un programme hybride à partir de germplasm tropical. Les premiers hybrides doubles furent ensuite créés à partir de quatre lignées issues de la population *Cateto* (Paterniani, 1985). Krug, Viegas et Paolieri (1954) trouvèrent que le cultivar introduit *Tuxpan* (issu de *Tuxpeño*) présentait une hétérosis importante avec le cultivar denté *Paulista*, qui présentait lui-même une bonne hétérosis avec *Cateto*. Ces cultivars furent autofécondés pour produire des lignées qui furent largement utilisées pour créer une nouvelle série d'hybrides doubles. Miranda et Vencovsky (1984) conduisirent une analyse de croisements diallèles de variétés brésiliennes en pollinisation libre; ils trouvèrent que le

croisement Tuxpeño x ETO avait le meilleur rendement. Dans une autre étude, le composite brésilien *Composto BSF* montra une bonne hétérosis avec *Mezcla Tropical Blanca* (population 22); cette paire hétérotique fut améliorée à l'aide d'un schéma de sélection récurrente réciproque interpopulation. Paterniani (1985, 1990) signala que *Tuxpeño* et les cornés des Caraïbes étaient les meilleurs germplasms pour l'amélioration du maïs au Brésil pour créer des variétés en pollinisation libre tout comme des hybrides.

En Colombie et au Venezuela, les programmes hybrides sont basés sur les croisements de *Tuxpeño* avec ETO et d'autres cornés de la région des Caraïbes. Dans les régions côtières du Pérou, les croisements entre la race locale *Perla* et les cornés de Cuba et de l'Amérique centrale représentent les modèles hétérotiques dominants (Paterniani, 1990; Pandey et Gardner, 1992). Le premier hybride du Guatemala fut un croisement variétal entre *Tuxpeño* et ETO (Villena, 1975; Wellhausen, 1978). Les bases hétérotiques en Amérique centrale ont été considérablement élargies avec l'introduction de bonnes familles et de lignées hétérotiques des populations *La Posta*, *Mezcla Tropical Blanca*, *Tuxpeño-1* et *Tuxpeño Caribe* (Cordova, 1984). Le développement des hybrides maïs au Mexique remonte au début des années 50 avec l'utilisation des races *Tuxpeño*, *Celaya*, *Chalqueño* et *Bolita*. Pour différentes raisons ces hybrides ne connurent aucun succès et on continua à cultiver les variétés en pollinisation libre. (Wellhausen, 1978). Aujourd'hui les sociétés privées produisent la plupart des semences de maïs hybride utilisées au Mexique. En Egypte, deux complexes interraciaux *American Early* x *Composite of Tuxpeño-based US Dents* et *American Early* x *La Posta* (germplasm *Tuxpeño*) qui donnent de bons résultats sont utilisés comme composites en pollinisation libre. Dans les hautes terres du Kenya, on a exploité l'hétérosis entre deux populations améliorées, une population locale dérivée de *Tuxpeño KSII* et la population *Ecuador 573*, sélectionnée à partir d'une collection de cornés des hautes terres de l'Equateur, pour créer une série d'hybrides. Au Zimbabwe la variété des Etats-Unis, *Southern Cross* combinée avec *Salisbury White*, est à la base d'un programme hybride réussi qui donna naissance, dès le début des années 60, à la commercialisation de l'hybride simple SR 52. En Afrique centrale et en Afrique de l'ouest, les principaux groupes hétérotiques utilisés sont du type maïs tropicaux x lignées tempérées, converties pour leur adaptation au milieu tropical, et *Tuxpeño* x TZB, une population tropicale semblable à *Tuxpeño* (Kim, 1990).

En Inde, le programme hybride démarra à la fin des années 50 avec la production d'une série d'hybrides doubles produits en combinant des lignées cornées des Caraïbes, des lignées des USA et des lignées issues de matériel indigène. On identifia un hybride simple, particulièrement performant, produit à partir de *US Southern Dents* et de la population *ETO Blanco*. Ce pedigree hybride simple se retrouve chez la plupart des bons hybrides cultivés en Inde. Singh (1986) signala que les variétés indiennes locales ne possédaient pas assez de variabilité génétique et que les hybrides basés uniquement sur les cornés locaux n'étaient pas très productifs. On produisit quelques composites et synthétiques dans le but de développer des lignées et des hybrides présentant des qualités agronomiques supérieures. C'est ainsi que furent développées deux paires de pools hétérotiques à large base et que fut initié un programme interpopulation (Singh, 1986). Toutefois, il ne fut pas possible d'extraire des lignées de qualité de ces composites et synthétiques. Actuellement on dispose de huit paires de pools hétérotiques complémentaires, et un grand nombre d'autres groupes hétérotiques sont en cours de développement pour répondre aux besoins spécifiques des environnements indiens (Singh, 1995).

Des recherches complémentaires ont été menées pour fournir plus d'informations sur

les modèles hétérotiques utilisés aux divers stades de développement et d'amélioration. Au Mexique, des études ont été menées sur l'aptitude à la combinaison et les réponses hétérotiques de plusieurs populations améliorées à large base. Au Brésil, Naspolini Filho *et al.* (1981) étudièrent l'aptitude à la combinaison entre populations de maïs tropicaux locaux et introduits. Ils trouvèrent que *Composto PBF* et *Mezcla Tropical Blanca* (population 22) constituaient une paire pour l'amélioration interpopulation. Crossa, Taba et Wellhausen (1990) fournirent des données supplémentaires sur les comportements hétérotiques des différentes races de maïs du Mexique. Sanchez et Goodman (1992) décrivirent les relations hétérotiques entre les races de maïs mexicaines et celles du nord et du sud de l'Amérique.

Le CIMMYT a entrepris une des études les plus détaillées jamais réalisée pour déterminer les modèles hétérotiques et les réponses des populations de maïs tropicaux (Vasal, Beck et Crossa, 1987; Beck, Vasal et Crossa, 1990; Crossa, Vasal et Beck, 1990). Les croisements de la population thaïlandaise *Suwan 1* par *Antigua* et par *Veracruz-181* (population 24) montrèrent le maximum d'hétérosis. Ils considérèrent que l'hétérosis importante entre la population 24 et la population 36 (*Cogollero*) pouvait être utilisée dans des programmes de sélection récurrente interpopulation. Pandey et Gardner (1992) résumèrent les relations hétérotiques entre les populations et les pools du CIMMYT (tableau 17). Un programme récent de collaboration entre plusieurs pays d'Amérique latine, appelé le Programme maïs d'Amérique latine (LAMP), a démarré pour identifier et étudier les meilleurs germplasms des collections et augmenter ainsi le nombre de modèles hétérotiques de base utilisés pour la production de variétés hybrides et en pollinisation libre (Salhuana et Sevilla, 1995; Eberhart *et al*, 1995). Kim et Ajala (1996a) firent un rapport sur l'aptitude à la combinaison de germplasms de maïs tropicaux d'Afrique de l'ouest. Les meilleures combinaisons étaient *TZB* (mélange des Caraïbes) x *Across 7721* (*Tuxpeño*) et *Suwan 1* x *Across 7728* (denté tropical).

On a réalisé assez peu d'études sur les réponses hétérotiques entre les germplasms tempérés et tropicaux. Brewbaker (1974) signala que l'hétérosis des croisements entre maïs tropicaux et tempérés était souvent élevée; ce type de croisement fut très utilisé dans le programme d'amélioration du maïs à Hawaï. Efron (1985) et Kim (1990), dans leur étude sur le programme de développement du maïs hybride à l'Institut international pour l'agriculture tropicale (IITA) au Nigeria, insistèrent sur le besoin d'adapter les lignées tempérées aux conditions tropicales, pour utiliser le niveau élevé d'hétérosis entre les germplasms tropicaux et tempérés. Avila (1985) signala les résultats de croisements de neuf races boliviennes avec cinq lignées tempérées des USA. Trois de ces races étaient originaires des hautes vallées (les races *Huillcaparu*, *Kellu* et *Morocho*), trois d'environnements subtropicaux (les races *Cordillera*, *Tucumano* et *Bayo*) et les trois autres d'environnements tropicaux (les races *Perola*, *Duro Beniano* et *Cubano*). Cette étude montra que les lignées tempérées en combinaison avec le germplasm local pouvaient être utiles au développement de germplasm à rendement élevé pour les hautes vallées. Darrah, Zuber et Lillehoj (1987) réalisèrent les *top- crosses* de pools et populations du CIMMYT avec *B73* et *Mo17*. Le rendement du croisement de la population 29 du CIMMYT avec *B73* était significativement supérieur à celui du croisement avec *Mo17*. Le pool 26 et les populations 22 et 43 présentèrent une hétérosis élevée avec les deux lignées tempérées. Khehra *et al.* (1986) décrivirent la formation des pools *Ludhiana Lancaster* et *Ludhiana Stiff Stalk* par combinaison de germplasms tropicaux et tempérés. Cordova, Mickelson et Lopez (1996), au CIMMYT au Mexique, démarrèrent

TABLEAU 17
Combinaisons hétérotiques possibles pour quelques populations du CIMMYT

Population	Association(s) hétérotique(s) possible(s)
21	Populations 25 et 32, Pool 23
22	Populations 25 et 32
23	Population 49, Pool 20
24	Populations 27, 28 et 36; *Suwan-1*
25	Populations 21, 22, 27, 29, 43 et 44, Pool 24
26	Population 31, Pool 21
27	Populations 24, 25, 28 et 36; *Suwan-1*
28	Populations 24 et 27; *Suwan-1*
29	Populations 25 et 32
31	Populations 26, Pool 22
32	Populations 21, 22, 29 et 44
33	Population 45
34	Populations 42 et 47, Pool 32
36	Populations 24 et 27
42	Populations 34, 43, 44 et 47
43	Populations 25, 42 et 44
44	Populations 25, 32, 42, 43 et 47; Pool 32
45	Population 33; Pool 33
46	Population 48; Pool 30
47	Populations 34, 42 et 44
48	Population 46
49	Population 23; Pool 19

Source. Pandey et Gardner, 1992; Vasal et De Leon, 1994

un projet de collaboration avec l'université de l'état de l'Iowa, aux Etats-Unis, pour introgresser des lignées tempérées issues du germplasm *BSSS* dans des lignées subtropicales. Kim et Ajala (1996b) signalèrent la performance des croisements de lignées tropicales x tropicales, tropicales x tempérées et tempérées x tempérées dans les environnements ouest africains. L'étude montra l'utilité des combinaisons germplasm du Corn Belt par lignées tropicales, après adaptation du germplasm du Corn Belt aux environnements tropicaux, en particulier pour la résistance aux insectes et maladies.

Les sélectionneurs-maïs sous les tropiques ont, jusqu'à ce jour, utilisé une portion limitée de la diversité génétique et des combinaisons hétérotiques disponibles dans le germplasm tropical pour le développement d'hybrides. Paterniani (1990) remarqua que cette situation pouvait être due au grand nombre de races et de variétés qui mériteraient d'être étudiées. Elle peut aussi être due à l'intérêt des sélectionneurs-maïs pour des gains à court terme en utilisant des modèles hétérotiques bien connus et bien établis. Ces modèles, qui sont un sujet de souci et de grand intérêt pour les sélectionneurs-maïs du monde entier, n'ont pas encore été établis et améliorés d'une façon systématique dans la majorité des programmes de maïs tropicaux.

Comme nous l'avons montré dans le chapitre «Considérations générales sur la sélection du maïs en milieu tropical», la diversité des environnements maïs est très importante en milieu tropical; elle nécessite des modèles hétérotiques pour répondre à ces besoins spécifiques. L'approche souhaitable pour découvrir ces modèles serait de croiser toutes les variétés locales et populations dans

des séries de croisements diallèles pour permettre des comparaisons. Cette approche n'est toutefois pas réalisable en raison du nombre de croisements et du travail qu'elle exigerait. L'évaluation des *test-crosses* serait une approche plus facile à réaliser si des testeurs appropriés étaient disponibles (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). On doit aussi prendre en considération que les modèles hétérotiques sont assez arbitraires. Les niveaux élevés d'hétérosis ne sont pas limités aux modèles dentés x cornés ou tropicaux x tempérés. Paterniani et Lonnquist (1963) étudièrent les combinaisons hybrides entre et à l'intérieur des groupes de quatre populations de maïs denté, cinq de maïs corné et trois de maïs tendre. Les rendements des croisements F_1 à l'intérieur d'un type d'endosperme étaient, en moyenne, aussi élevés que ceux des croisements entre les différents types d'endosperme. Les études des modèles hétérotiques et de l'aptitude à la combinaison à partir d'un grand nombre de populations et de pools tropicaux, menées au CIMMYT (Vasal, Beck er Crossa, 1987; Beck, Vasal et Crossa, 1990; Crossa, Vasal et Beck 1990), montrèrent que le niveau d'hétérosis était généralement supérieur dans les croisements corné x denté; cependant, les croisements de plusieurs pools et populations ayant le même type d'endosperme présentèrent un bon niveau d'hétérosis. Les nouvelles méthodes d'analyse au niveau moléculaire peuvent permettre de peaufiner les techniques pour l'estimation de l'hétérosis dans les croisements (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988; Hallauer, 1990). Duvick (1996) remarqua que malgré tous les progrés en génétique du maïs, les causes de la vigueur hybride étaient encore inconnues. Pourtant, les gains génétiques où les hybrides jouent un rôle important continuent de croître chez le maïs.

Les tendances futures laissent à penser que les hybrides tropicaux continueront à se développer dans l'avenir. Les paires hétérotiques qui ont été utilisées dans le passé continueront à l'être. On s'attend aussi à ce que de nouveaux modèles hétérotiques soient identifiés, améliorés et utilisés. Tous les pays et régions ne seront pas engagés dans le développement et l'amélioration de pools hétérotiques; il n'est d'ailleurs pas nécessaire qu'ils le soient. Ils pourront utiliser les pools hétérotiques d'autres régions et quelques-uns pourront simplement compter sur les lignées locales et exotiques pour produire les hybrides dont ils auront besoin. Toutefois, des études sur la sélection montrent que les gains génétiques les plus importants à long terme seront réalisés à partir de sélections basées sur des croisements plutôt que par l'utilisation des descendances de lignées (Hallauer, 1990). Les méthodes de sélection interpopulation se sont montrées utiles pour aboutir à de forts niveaux d'hétérosis grâce à la sélection des allèles et de leurs combinaisons. Le succès de tout programme de sélection hybride dépend des sources de germplasm dont les lignées sont extraites. Pour cette raison, un programme à long terme d'amélioration des populations est essentiel pour le succès d'un programme de développement d'hybrides.

SOURCES DE GERMPLASM DES GENITEURS POUR LES COMBINAISONS DES HYBRIDES

Nous avons décrit dans le chapitre «Sélection récurrente du maïs» l'importance du choix des sources de germplasm et des méthodes de sélection des nouveaux pools et des nouvelles populations. Un programme de développement d'hybrides nécessite généralement un minimum de deux populations. Eberhart *et al.* (1995) insistèrent sur le fait que lorsque les ressources (humaines et financières) sont limitées, il est plus prudent de travailler avec seulement deux populations supérieures présentant entre elles une hétérosis élevée, plutôt que d'essayer de travailler avec un plus grand nombre de populations. Toutefois, la décision du nombre

de populations d'un programme de sélection hybride dépend du nombre d'environnements auxquels on s'adresse et de l'éventuelle nécéssité de développer des populations pour répondre à des besoins spécifiques. Les populations doivent pouvoir tolérer l'inbreeding et produire une fréquence élevée de lignées à haut rendement. Elles doivent avoir une bonne aptitude générale à la combinaison et les caractères agronomiques requis. Ces populations devront être continuellement améliorées à l'aide du schéma d'amélioration interpopulation, dans le but d'augmenter le nombre d'allèles et de combinaisons d'allèles capables d'accroître l'expression de l'hétérosis. Ainsi pourra-t-on, grâce à l'amélioration continue des populations hétérotiques et à l'utilisation des lignées extraites des populations avancées, réaliser des progrès génétiques plus importants à long terme pour le développement des hybrides (Hallauer, 1990). Han *et al.* (1991) étudièrent les performances des combinaisons hybrides des lignées S_3 de 11 populations améliorées par des schémas de sélection récurrente inter et intrapopulation. La supériorité des croisements des lignées interpopulation était de 4 à 16 pour cent par rapport aux croisements des lignées intrapopulation. Vasal, Dhillon et Srinivasan (1995) expliquèrent que pour quelques croisements de lignées interpopulation la supériorité de rendement allait jusqu'à 12 pour cent par rapport aux croisements des lignées issues de populations correspondantes améliorées par les schémas de sélection intrapopulation. L'étude de Pandey et Gardner (1992) sur l'amélioration du niveau de recherche des programmes nationaux en milieux tropicaux montra que 39,3 pour cent des ressources étaient consacrées au travail de développement d'hybrides et que 85 pour cent des sélectionneurs-maïs étaient engagés dans des activités de sélection d'hybrides. Toutefois, ils ne mentionnèrent aucune activité de sélection récurrente réciproque pour l'amélioration interpopulation. Hallauer (1990) insista sur le fait que les schémas de sélection récurrente interpopulation pouvaient paraître plus compliqués et sembler nécessiter plus de ressources, mais qu'en fait il n'en était rien: ils ne sont ni plus compliqués ni ne nécessitent plus de moyens que la plupart des autres schémas de sélection récurrente menés sur deux populations séparées.

L'efficacité des populations sources dans un programme de développement d'hybrides dépend de leur capacité à produire une fréquence élevée de lignées vigoureuses, stables du point de vue agronomique, avec de bonnes performances individuelles et une aptitude à la combinaison élevée. Les schémas de sélection récurrente utilisés pour l'amélioration des populations faisant intervenir la sélection de descendances autofécondées, permettent de renforcer la tolérance à l'inbreeding et d'améliorer la capacité de ces populations à produire des lignées vigoureuses et utiles. Vianna *et al.* (1982) étudièrent les performances de lignées créées à partir de 14 populations, améliorées en suivant différents schémas de sélection. La population *Suwan 1*, développée en Thaïlande à l'aide d'un schéma de sélection S_1 montra moins de baisse de vigueur au cours des autofécondations successives (inbreeding) et produisit un pourcentage de lignées vigoureuses et utilisables plus important que celui d'autres populations qui n'avaient pas été soumises à une sélection avec autofécondation des descendances. Lima, Miranda et Boller Gallo (1984) signalèrent des observations semblables sur la baisse de vigueur due à l'inbreeding dans 32 populations brésiliennes. Cette baisse de vigueur était en moyenne plus faible chez les populations et synthétiques issus de parents autofécondés que chez les populations qui n'avaient pas eu de phase d'autofécondation dans leurs schémas de sélection.

Vasal *et al.* (1995a, 1995b) et Vasal, Dhillon et Zhang (1995) montrèrent que les populations maïs pouvaient être améliorées

pour le rendement et pour une moindre baisse de vigueur par inbreeding, en utilisant des schémas de sélection récurrente avec S_3 et des sélections avec autofécondation des descendances. Vasal *et* al. (1995a, 1995b) décrivirent ces procédés. Dans une étude comprenant quatre populations tropicales, leurs autofécondations et les générations recroisées au hasard, Vasal *et al.* (1995a) signalèrent un gain linéaire par cycle (C) pour les populations de 7,41 pour cent en S_1 et de 3,20 pour cent chez la génération Syn-2. La baisse de vigueur pour le rendement en grain des populations diminua de 39 pour cent en C_0 à 35 pour cent en C_2. Des chercheurs signalèrent des résultats semblables dans quatre populations de maïs de maturité moyenne (Vasal *et al.* 1995b) et dans quatre populations subtropicales (Vasal, Dhillon et Zhang, 1995). La sélection S_3 aboutit à une réduction de l'intervalle anthèse-sortie des soies, mais à une augmentation de la taille, du nombre de jours pour la sortie des soies et de l'humidité des grains. On s'attend à ce que les populations améliorées à l'aide de schémas de sélection S_3 soient de meilleures sources pour la vigueur et la supériorité des lignées. Dans les germplasms tempérés aux Etats-Unis et en Europe, les lignées sont généralement extraites à partir de populations de F2 issues de croisements de deux lignées élites ou plus (Hallauer et Miranda, 1988; Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). La fréquence des lignées vigoureuses utilisables, issues de germplasm à base génétique si étroite, est plus élevée que celle des populations à large base. En milieu tropical, la disponibilité d'un plus grand nombre de lignées élites et de leurs combinaisons peut conduire à une utilisation accrue de populations F2 et de synthétiques à base génétique étroite pour la création de nouvelles lignées. Ce procédé sera aussi utile pour la sélection de caractères spécifiques comme la résistance à la sécheresse et la tolérance aux insectes. Toutefois, il y a lieu d'attirer l'attention sur l'impact négatif d'un tel procédé pour l'amélioration à long terme et la diversité génétique (Goodman, 1985, 1992; Hallauer, 1990, 1992; Smith *et al.*, 1992).

PRINCIPALES ÉTAPES DANS LA RECHERCHE ET LE DÉVELOPPEMENT DES HYBRIDES

Depuis 1930, le seul développement significatif dans la technologie des hybrides aux Etats-Unis a été la production et l'utilisation des hybrides simples en remplacement des hybrides doubles (Paterniani, 1990; Duvick, 1996). Les étapes importantes de la recherche et du développement des hybrides sont les suivantes: (i) autofécondations des cultivars en pollinisation libre ou des populations F_2 pour produire des lignées; (ii) évaluation des lignées pour l'aptitude à la combinaison; (iii) combinaisons des meilleures lignées pour produire différents types d'hybrides; et (iv) testage et identification des hybrides supérieurs pour les diffuser auprès des agriculteurs. Une variation de cette procédure standard utilisée sous les tropiques est le développement de parents non-lignée (qui ne sont pas produits à partir de lignées) pour la production d'hybrides mixtes (non-lignée x lignée). D'autres variations au programme standard de développement d'hybrides pourraient être: la diversité et le nombre de matériels sources, le nombre de générations d'autofécondation pour l'obtention de lignées, les critères de sélection, le stade auquel les lignées sont testées (testage précoce ou tardif), le type de testeur utilisé, la méthode de maintenance des lignées, les croisements pour prédire la performance des combinaisons et enfin les testages des hybrides. Nous discuterons quelques-uns de ces points dans les sections ci-dessous.

Méthode pour le développement des lignées

La sélection pedigree est la méthode la plus largement utilisée pour le développement des

lignées (Bauman, 1981; Hallauer, Russell et Lamkey, 1988; Hallauer, 1990). Elle consiste essentiellement à autoféconder, pendant plusieurs générations, des plantes individuelles dans des descendances semées en épi-ligne. Quelquefois on croise entre elles plusieurs plantes à l'intérieur d'une même famille pour éviter une baisse de vigueur trop rapide et pour augmenter la variabilité. Ces croisements frères-sœurs permettent la recombinaison et la ségrégation de locus qui présentent plus d'un allèle dans la descendance. Ce procédé augmente les possibilités de sélectionner les caractères recherchés (Stringfield, 1974). Le nombre de générations d'autofécondations (et de croisements frères-sœurs) nécessaires à la création d'une lignée varie se situe généralement entre quatre et dix. La méthodologie et le succès d'un programme de développement de lignées dépend de l'habileté même du sélectionneur, des populations sources, des buts et de l'intensité de la sélection, des ressources disponibles, du testage et de l'évaluation des lignées (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). Bauman (1981) remarqua que le développement de lignées de qualité supérieure mettait en jeu des interactions génétique x environnement complexes, des actions environnementales, et nécessitait la disposition de ressources importantes sur une longue période. Il proposa quelques lignes directrices que les sélectionneurs doivent prendre en compte pour la planification et l'exécution d'un programme de sélection. Tout bon sélectionneur de maïs doit: (i) préparer des objectifs réalistes; (ii) démarrer avec du germplasm approprié; (iii) utiliser un volume de germplasm qui peut être manié facilement; (iv) faire de bonnes sélections et éliminer le reste du matériel; et (v) obtenir de bons rendements dans les essais et utiliser efficacement les résultats. On a aussi eu recours à d'autres méthodes pour le développement et l'amélioration de lignées. Les *back-crosses* (croisements en retour ou rétro-croisements) sont utilisés comme une modification de la sélection pedigree ou en combinaison avec celle-ci. Des versions modifiées de lignées ont été obtenues par *back-cross* et sélection de la lignée originale modifiée pour un gène spécifique ou un réarrangement chromosomique (Lee, 1994). Aux Etats-Unis, 17 pour cent du total des efforts de création de lignées se font à partir de *back-crosses*. Hallauer, Russel et Lamkey (1988) listèrent les différentes circonstances et les différents caractères où le *back-cross* peut être utile dans la création de lignées. On a étudié les procédés pour l'identification de locus souhaitables (QTL) à l'aide des marqueurs moléculaires qui guident le transfert d'éléments génétiques clés recherchés, vers la lignée réceptrice par back-cross. Tanksley et Nelson (1996) décrivirent un système pour l'analyse QTL assistée par marqueurs moléculaires pour l'amélioration de lignées par le transfert simultané d'allèles QTL supérieurs et souhaitables, provenant de germplasm donateur inadapté vers des lignées déjà utilisées. Aux Etats-Unis, 51 pour cent des efforts de création de lignées portent sur le recyclage de lignées ou le développement de deuxième cycle de lignées; ce procédé devrait se poursuivre dans l'avenir (Bauman, 1981; Hallauer, 1990).

C'est Stadler (1944) qui suggéra la sélection gamétique (échantillonnage des gamètes élites de populations) pour la création de lignées supérieures. Dans ce schéma, une lignée élite est croisée avec un échantillon aléatoire de pollen provenant de la population dans laquelle on veut chercher les gamètes supérieurs. Les plantes F1 et la lignée élite sont simultanément mises sur un testeur commun et autofécondées. Les *test-crosses* sont évalués dans des essais avec répétitions; les plantes F1 dont les tests cross sont meilleurs que celui de la lignée élite sont supposées avoir reçu un gamète supérieur de la population source. Hallauer (1970) suggéra de croiser des plantes individuelles de la population source avec la lignée élite et, simultanément, de les autoféconder, ce qui permet de sélectionner les meilleurs génotypes.

La sélection gamétique n'est pas aussi couramment utilisée que la sélection pedigree et les back-cross. Toutefois, ses particularités intéressent quelques sélectionneurs-maïs qui l'utilisent dans une certaine mesure (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988).

Chase (1952) proposa le développement instantané de lignées complètement homozygotes par le doublement d'haploïdes. L'intérêt de cette technique a été relancé avec l'apparition de nouvelles méthodes permettant d'obtenir des fréquences beaucoup plus élevées d'haploïdes. Nous avons discuté ces techniques dans le chapitre «Cytogénétique du maïs tropical». Les sélectionneurs-maïs de Chine, Inde, Europe de l'est et Etats-Unis continuent d'utiliser la voie haploïde et ont produit des lignées en utilisant cette technique. La fréquence des haploïdes est encore faible, ce qui limite le nombre de lignées diploïdes homozygotes susceptibles d'être testées dans les combinaisons hybrides. Il n'existe pour l'instant aucune étude montrant que de telles lignées homozygotes auraient été utilisées pour la production d'hybrides de qualité supérieure.

Recyclage des lignées

Tout programme de sélection maïs doit entreprendre le recyclage de lignées à un moment donné de ses activités. Une des raisons de ce recyclage peut être que le programme ne dispose que d'une paire de populations hétérotiques et qu'il n'a pas les moyens d'augmenter le nombre de populations travaillées. Il peut aussi s'agir d'une réticence à utiliser du germplasm exotique. Le recyclage est un moyen qui permet l'obtention de nouvelles lignées améliorées. La première génération de lignées obtenues à partir de germplasms tropicaux peut ne pas être suffisamment bonne pour fournir des combinaisons hybrides de qualité; l'amélioration par recyclage peut être nécessaire. Quelquefois, une bonne lignée aura besoin d'être améliorée pour un caractère spécifique ou l'introgression d'un caractère particulier peut s'avérer nécessaire. Un programme de sélection hybride à long terme doit poursuivre l'amélioration des populations par sélection récurrente réciproque pour les performances des croisements; il doit aussi continuer à développer de façon systématique de nouvelles lignées et à les recycler selon les besoins.

Testage et évaluation des lignées

La création de lignées se fait sur la base de sélection phénotypique entre et à l'intérieur des descendances d'épis-lignes pendant les premières générations d'autofécondations (normalement trois à quatre). L'hétérosis en rendement exprimée par les lignées est le produit de la performance propre des lignées, et de leurs aptitudes générales et spécifiques en combinaison hybride. Quelquefois le testage des lignées pour leur évaluation hybride est reporté à la cinquième génération d'autofécondation, le nombre de lignées sélectionnées est alors réduit à un niveau facile à manipuler (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). Bauman (1981) rapporta que près de 50 pour cent des sélectionneurs interrogés aux Etats-Unis indiquaient qu'ils testaient les lignées à la génération S_4 ou même plus tard. Un deuxième système de création de lignées est basé sur l'évaluation de la performance hybride, dès les premières générations d'autofécondations. Jenkins (1935) proposa un procédé de testage précoce, plusieurs auteurs insistèrent sur les avantages de cette méthode (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). Les performances propres des lignées et leurs caractéristiques ne sont pas étroitement corrélées avec leurs performances en combinaison hybride. Hallauer (1990) pensa qu'un nombre plus important de sélectionneurs testaient leurs lignées à un stade plus précoce que dans le passé. La fréquence de lignées de qualité supérieure dans les descendances autofécondées de la plupart des populations tropicales est assez faible, leur comportement hétérotique est mal connu. Aussi recommande-t-on l'évaluation précoce des *test-crosses* (pas

plus tard que la S_2 ou S_3) afin d'éliminer un grand nombre de lignées indésirables qui ne seront pas utilisées.

Développement et utilisation des testeurs

Les deux objectifs d'un *test-cross* dans un programme de sélection maïs sont: (i) l'évaluation de la valeur des génotypes pour l'amélioration des populations; et (ii) l'évaluation de l'aptitude à la combinaison des lignées pour le développement d'hybrides.

C'est l'analyse des croisements diallèles d'hybrides simples qui fournit l'information la meilleure et la plus complète sur la performance des lignées en combinaison hybride. Elle donne une information à la fois sur l'aptitude générale et sur l'aptitude spécifique à la combinaison (Sprague et Tatum, 1942). Ce procédé est toutefois difficile à appliquer durant le processus de développement des lignées en raison du grand nombre de croisements qu'il nécessiterait. Aussi a-t-on recours au *test-cross* pour la première évaluation des lignées. Plusieurs auteurs ont publié une information détaillée sur les testeurs et leur utilisation (Hull, 1945; Rawlings et Thompson, 1962; Russell, Eberhart et Vega, 1973; Hallauer, 1975; Russell et Eberhart, 1975; Hornet *et al.*, 1976; Hallauer, Russell et Lamkey, 1988).

On a d'abord cru qu'un cultivar hétérogène, comme une variété en pollinisation libre à large base, serait un bon testeur pour mesurer l'aptitude générale à la combinaison, tandis qu'un testeur à base génétique étroite, comme une lignée ou un hybride simple, mettrait en évidence l'aptitude spécifique à la combinaison. Cependant des études récentes suggèrent qu'une lignée testeur fournissait plus d'informations pour l'aptitude générale à la combinaison que pour l'aptitude spécifique (Hallauer, Russell et Lamkey, 1988). Une enquête sur l'utilisation des testeurs aux Etats-Unis montra que 89 pour cent des sélectionneurs utilisaient une lignée comme testeur et que 11 pour cent utilisaient un hybride simple. Il est nécessaire que les testeurs d'un programme de développement d'hybrides répondent aux différents besoins que l'on en a. Ces besoins sont: l'établissement du comportement hétérotique, l'amélioration interpopulation, la formation et l'amélioration de nouveaux groupes hétérotiques, l'évaluation de l'aptitude à la combinaison des lignées et l'identification de combinaisons hybrides spécifiques. Une lignée testeur sera utile pour évaluer l'aptitude à la combinaison et pour identifier des combinaisons spécifiques d'hybrides simples. Un testeur hybride simple sera utile pour identifier les combinaisons hybrides trois voies et hybrides doubles. Un testeur non-lignée sera nécessaire pour l'identification de combinaisons hybrides mixtes (lignée x non-lignée).

FLEXIBILITÉ DANS LES TYPES D'HYBRIDES POUR LES TROPIQUES

Comme nous l'avons déjà dit, les premiers hybrides furent créés par croisements entre deux variétés. Par la suite on a eu recours aux croisements de lignées. La tendance actuelle dans la plupart des régions tempérées est à l'utilisation accrue des hybrides simples. La situation sous les tropiques est toutefois différente. Premièrement, le maïs est cultivé dans une multitude d'environnements pour lesquels les agriculteurs ont besoin de différents types de variétés. Deuxièmement, malgré un demi-siècle de recherche et développement, seule une faible proportion des surfaces en maïs est ensemencée avec des hybrides. Ceci ne veut pas dire qu'ils ne conviennent pas aux environnements tropicaux. On ne peut en effet mettre en doute le rôle de l'hétérosis et des hybrides adaptés pour augmenter la productivité du maïs. Par contre, le choix du type de germplasm (variété en pollinisation libre ou hybride) et dans le cas des hybrides, le choix du type d'hybride, doivent faire l'objet d'une analyse critique.

TABELAU 18
Surplus de rendement escompté des différents types d'hybrides

Type d'hybride	Surplus potentiel de rendement par rapport aux variétés en pollinisation libre (%)	Rendemement moyen sur sept environnements (*tonnes/ha*)
Non-lignée		
Croisements entre variétés	17	6,6
Croisements entre familles	25	7,2
Mixte		
Top-cross	28	7,9
Double top-cross	37	7,6
Lignées		
Hybride double	23	7,1
Hybride trios voies	30	7,6
Hybride simple	46	7,2

Le tableau 18 présente les différents types d'hybrides et le rendement potentiel que l'on peut en attendre. Vasal, Dhillon et Srinivasan, (1995) et Cordova, Mickelson et Lopez (1996) insistèrent sur les avantages des hybrides à deux parents par opposition aux hybrides à trois ou quatre parents: la maintenance et la production des semences des hybrides à deux parents sont plus simples. Les combinaisons de lignées et principalement les hybrides simples ont l'avantage d'être uniformes, y compris pour la maturité. Toutefois, l'uniformité et le fait que toutes les plantes arrivent ensemble à maturité sont beaucoup moins importants dans les environnements tropicaux (champs de taille réduite, récolte le plus souvent à la main). Les hybrides non-lignée et les hybrides mixtes pourraient jouer un rôle plus important dans les environnements tropicaux, la possibilité de les utiliser devrait faire l'objet d'études critiques. Parmi les hybrides non-lignée; les hybrides interpopulation et intervariétaux présentent l'hétérosis la plus faible en terme de rendement. Toutefois, les deux parents étant les plus simples à produire et à maintenir, le prix des semences devrait être bas. La diminution de rendement qu'entraîne l'utilisation des semences F_2 sera plus faible que dans le cas des autres hybrides. Les rendements des croisements des variétés et des populations développées en utilisant des schémas d'amélioration interpopulation sont normalement élevés. Eberhart *et al.* (1995) montrèrent la supériorité que l'on peut espérer

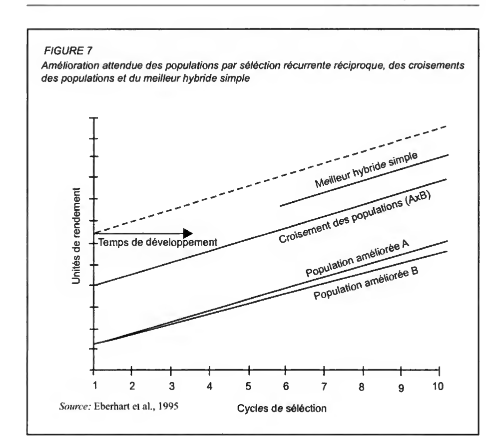
croisements de populations qui ont été soumises à un schéma de sélection récurrente réciproque (figure 7). Les hybrides entre synthétiques peuvent être plus uniformes et avoir un meilleur rendement que les hybrides interpopulation et intervariétaux. Les hybrides entre familles présentent le potentiel de rendement le plus élevé des combinaisons hybrides non-lignée. La recombinaison des familles de pleins frères ou de demi-frères présentant les meilleures aptitudes à la combinaison d'un programme d'amélioration intra ou intervariétal, permet de développer des hybrides très productifs. Cordova (1984) signala le développement et l'utilisation d'hybrides de familles de pleins frères au Guatemala: l'hétérosis entre familles allait jusqu'à 54 pour cent. Le rendement et la stabilité de ces hybrides de familles de pleins frères, qui furent diffusés pour la production commerciale de maïs, étaient supérieurs à ceux de beaucoup d'hybrides doubles. La maintenance et la production des semences étaient beaucoup plus simples. Ceci permit la promotion d'une industrie semencière locale

, réduisit les besoins en importation de semences d'hybrides doubles commerciaux (Azofeira et Jimenez, 1988; Cordova, 1990).

asal, Dhillon et Srinivasan (1995) rapportèrent que les hybrides entre familles avaient un rendement semblable ou plus élevé que celui des autres hybrides non-lignée ou des hybrides lignée x non-lignée. Ces hybrides entre familles supportaient bien la comparaison avec les hybrides de lignées (trois voies et hybrides doubles) mais leurs rendements n'étaient pas aussi bons que ceux des meilleurs hybrides simples.

FIGURE 7

Amélioration attendue des populations par séléction récurrente réciproque, des croisements des populations et du meilleur hybride simple



Source: Eberhart et al., 1995

Les hybrides *top-crosses* (lignée x variété) et les croisements hybride simple x variété permettent aussi d'augmenter la productivité en milieu tropical. Un des parents de tels hybrides peut être une variété locale qui donnera l'adaptation locale nécessaire, le rendement élevé viendra de la combinaison hybride. Singh (1986) signala que les croisements hybride simple x variété (appelés aussi *top-crosses* doubles) étaient parmi les hybrides ayant les rendements les plus élevés en Inde et qu'ils présentaient l'adaptation la plus large. Heisey et Smal (1995) signalèrent qu'au Malawi, deux croisements hybride simple x variété étaient les hybrides les plus cultivés et qu'ils avaient remplacé les hybrides doubles. Les performances de ces croisements hybride simple x variété étaient meilleures que celles des variétés en pollinisation libre aussi bien dans les environnements favorables que dans ceux à faible utilisation d'intrants et faible rendement.

Sprague et Federer (1951) soulignèrent une bonne stabilité relative des variétés en pollinisation libre, celles-ci ayant une capacité tampon supérieure à celle des hybrides de lignées à base génétique étroite. Eberhart et Russell (1966) et Eberhart (1969) rapportèrent que l'interaction génotype x environnement était plus faible pour les

hybrides doubles (faits à partir de quatre lignées) que pour les hybrides simples (faits à partir de deux lignées). Le gain en stabilité se faisait aux dépends du rendement. Brewbaker (1984) remarqua que les hybrides à base génétique étroite avaient souvent la capacité de mieux répondre aux environnements favorables, aux dépends de la stabilité du rendement (valeur élevée de «b»). Les hybrides de lignées (hybrides doubles, trois voies et simples) ont un avantage net dans les environnements favorables et productifs pour l'augmentation de la productivité.

BIBLIOGRAPHIE

Ávila, G. 1985. Using temperate germplasm in tropical maize improvement in Bolivia. *In* A. Brandolini & F. Salamani, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics,* p. 133-141. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Azofeira, J.G. & Jiménez, K.M. 1988. Evaluacion de hibridos obles y triples de maiz en ocho localidades de Costa Rica. In *Proc. 35 Reunion PCCMCA,* San Pedro Sula, Honduras, Apr. 1988. PCCMCA.

Bauman, L.F. 1981. Review of methods used by breeders to develop superior corn inbreds. In *Proc. 36th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* p. 199-208. Chicago, IL, USA, ASTA.

Beal, W.J. 1880. Indian corn. *Mich. State Board Agr. Ann. Rpt.,* 19: 279-289.

Beck, D.L., Vasal, S.K. & Crossa, J. 1990. Heterosis and combining ability of CIMMYT's tropical early and intermediate maturity maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica,* 35: 279-285.

Brewbaker, J.L. 1974. Continuous genetic conversions and breeding of corn in a neutral environment. In *Proc. 29th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* p. 118-133. Washington, DC, ASTA.

Brewbaker, J.L. 1984. Genotype-environment interactions and agrotechnology transfer. *In* G. Uehara, ed. *A multidisciplinary approach to agrotechnology transfer,* p. 29-42. Hawaii Inst. Trop. Agric. Res. Ext. Ser. 26.

Brown, W.L. & Goodman, M.M. 1977. Races of corn. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement,* p. 49-88. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Chase, S.S. 1952. Production of homozygous diploids of maize from monoploids. *Agron. J.,* 44: 263-267.

Cockerham, C.C. 1961. Implications of genetic variances in a hybrid breeding program. *Crop Sci.,* 1: 47-52.

Córdova, H.S. 1984. *Formación de híbridos dobles y triples de maíz en base a familias de hermanos completos y sus implicaciones en la producción de semilla comercial.* Paper presented at the 15th National Maize and Sorghum Meetings, Maceio, Brazil, Jul. 1984.

Córdova, H.S. 1990. Estimación de parámetros de estabilidad para determinar la respuesta de híbridos de maíz (*Zea mays* L.) a ambientes contrastantes de Centro America. In *Proc. 36 Reunión PCCMCA,* San Salvador, El Salvador, Mar. 1990.

Córdova, H.S., Mickelson, H. & López, R. 1996. *Annual research report 1995. Subtropical maize program.* Mexico, DF, CIMMYT.

Crossa, J., Taba, S. & Wellhausen, E.J. 1990. Heterotic patterns among Mexican access of maize. *Crop Sci.,* 30: 1182-1190.

Crossa, J., Vasal, S.K. & Beck, D.L. 1990. Combining ability estimates of CIMMYT's tropical late yellow maize germplasm. *Maydica,* 35: 273-278.

Darrah, L.L. 1986. Evaluation of population improvement in the Kenya maize breeding methods study. *In* B. Gelaw, ed. *To Feed Ourselves. Proc. 1st Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop,* p. 160-176. Mexico, DF, CIMMYT.

Darrah, L.L., Eberhart, S.A. & Penny, L.H. 1972. A maize breeding methods study in Kenya. *Crop Sci.,* 12: 605-608.

Darrah, L.L., Eberhart, S.A. and Penny, L.H. 1978. Six years of maize selection in Kitale Synthetic II, Ecuador 573, and Kitale Composite A using methods of the comprehensive breeding system. *Euphytica,* 27: 191-204.

Darrah, L.L., Zuber, M.S. & Lillehoj, E.B. 1987. Yield and genetic control of aflatoxin in maize. *In* M.S. Zuber, E.B. Lillehoj & B.L. Renfro, eds. *Aflatoxin in maize,* p. 236-245. Mexico, DF, CIMMYT.

Davis, R.L. 1927. Report of the plant breeder. In *Puerto Rico Agric. Exp. Sta. Ann. Rpt. 1927,* p. 14-15.

Duvick, D.N. 1996. Plant breeding, an evolutionary concept. *Crop Sci.,* 36: 539-548.

East, E.M. 1908. Inbreeding in corn. In *Connecticut Agric. Exp. Sta. Rpt. 1907,* p. 419-428.

East, E.M. 1936. Heterosis. *Genetics,* 21: 375-397.

Eberhart, S.A. 1969. Yield stability of single-cross genotypes. In *Proc. 24th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* p. 22-35. Chicago, IL, USA, ASTA.

Eberhart, S.A. & Russell, W.A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.,* 6: 36-40.

Eberhart, S.A., Salhuana, W., Sevilla, R. & Taba, S. 1995. Principles for tropical maize breeding. *Maydica,* 40: 339-355.

Efron, Y. 1985. Use of temperate and tropical germplasm for maize breeding in the tropical area of Africa. *In* A. Brandolini & F. Salamani, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics,* p. 105-131. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Goodman, M.M. 1985. Exotic maize germplasm: status, prospects and remedies. *Iowa State J. Res.,* 59: 497-527.

Goodman, M.M. 1992. Choosing and using tropical corn germplasm. In *Proc. 47th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.* Chicago, IL, USA, ASTA.

Goodman, M.M. & Brown, W.L. 1988. Races of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* p. 39-80. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Hallauer, A.R. 1970. Zugote selection for the development of single-cross hybrids in maize. *Adv. Front. Plant Sci.,* 25: 75-81.

Hallauer, A.R. 1975. Relation of gene action and type of testers in maize breeding procedures. In *Proc. 30th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* p. 150-165. Chicago, IL, USA, ASTA.

Hallauer, A.R. 1990. Germplasm sources and breeding strategies for line development in the 1990s. In *Proc. 45th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* p. 64-79. Chicago, IL, USA, ASTA.

Hallauer, A.R. 1992. Recurrent selection in maize. *Plant Breed. Rev.,* 9: 115-179.

Hallauer, A.R. & Miranda, J.B. 1988. *Quantitative genetics in maize breeding,* 2nd ed. Ames, IA, USA, Iowa State University Press.

Hallauer, A.R., Russell, W.A. & Lamkey, K.R. 1988. Corn breeding. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* p. 463-564. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Han, G.C., Vasal, S.K., Beck, D.L. & Elias, E. 1991. Combining ability of inbred lines derived from CIMMYT maize (*Zea mays* L.) germplasm. *Maydica,* 36: 57-64.

Heisey, P.W. & Smale, M. 1995. *Maize technology in Malawi: a green revolution in the making.* CIMMYT Research Report No. 4. Mexico, DF, CIMMYT.

Horner, E.S., Lutrick, M.C., Chapman, W.H. & Martin, F.G. 1976. Effect of recurrent selection for combining ability

with a single cross tester in maize. *Crop Sci.*, 16: 5-8.

Hull, F.H. 1945. Recurrent selection and specific combining ability in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 37: 134-145.

Jenkins, M.T. 1934. Methods of estimating the performance of double crosses in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 26: 199-204.

Jenkins, M.T. 1935. The effects of inbreeding and of selection within inbred lines of maize upon the hybrids made after successive generations of selfing. *Iowa State Coll. J. Sci.*, 9: 429-450.

Jenkins, M.T. 1978. Maize breeding during the development and early years of hybrid maize. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics*, p. 13-28. New York, NY, USA, J. Wiley and Sons.

Jones, D.F. 1918. The effects of inbreeding and cross-breeding upon development. *Conn. Agric. Exp. Sta. Bull.*, 207: 5-100.

Jugenheimer, R.W. 1985. *Corn improvement, seed production and uses.* Malabar, FL, USA, Robert E. Krieger Publishing.

Khehra, A.S., Dhillon, B.S., Saxena, V.K., Kapoor, W.R., Malhotra, V.V., Pal, S.S., Dey, S.K. & Malhi, N.S. 1986. Breeding maize for adaptation in winter season. *In* B. Napomopeth & S. Subhadrabandu, eds. *New Frontiers in Breeding Researches, Int. SABRAO Cong.*, p. 319-330. Bangkok, Kasetsart University.

Kim, S.K. 1990. Breeding of temperate maize germplasm for tropical adaptation. *In* C. De Leon, G. Granados & M.D. Read, eds. *Proc. 4th Asian Reg. Maize Workshop*, p. 208-227. Islamabad, PARC, Bangkok, CIMMYT-ARMP.

Kim, S.K. & Ajala, S.O. 1996a. Combining ability of tropical maize germplasm in West Africa I. Open pollinated varieties. *Maydica*, 41: 127-134.

Kim, S.K. & Ajala, S.O. 1996b. Combining ability of tropical maize germplasm in West Africa II. Tropical versus temperate x tropical origins. *Maydica*, 41: 135-141.

Krug, C.A., Viegas, C.P. & Paolieri, L. 1954. Hibridos comerciais de milho. *Bragantia*, 3: 357.

Lee, M. 1994. Inbred lines of maize and their molecular markers. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 423-432. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Lima, M., Miranda, J.B. & Boller Gallo, P. 1984. Inbreeding depression in Brazilian populations of maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 29: 203-215.

Lonnquist, J.H. & Gardner, C.O. 1961. Heterosis in intervarietal crosses in maize and its implications in breeding procedures. *Crop Sci.*, 1: 179-183.

Miranda, J.B. & Vencovsky, R. 1984. Analysis of a diallel cross among open-pollinated varieties of maize (*Zea mays* L.). *Maydica*, 29: 217-234.

Moll, R.H., Salhuana, W.S. & Robinson, H.F. 1962. Heterosis and genetic diversity in variety crosses of maize. *Crop Sci.*, 2: 197-198.

Naspolini Filho, V., Gómes e Gama, E.E., Vianna, R.T. & Moro, J.R. 1981. General and specific combining ability for yield in a diallel cross among 18 maize populations (*Zea mays* L.). *Braz. J. Genet.*, 4: 571-577.

Paliwal, R.L. 1986. CIMMYT's expanded maize improvement program. *In* R.N. Wedderburn & C. De Leon, eds. *Proc. 2nd Asian Reg. Maize Workshop*, Indonesia, p. 125-140. Mexico, DF, CIMMYT.

Pandey, S. & Gardner, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.*, 48: 1-87.

Paterniani, E. 1985. State of maize breeding in tropical areas of South America. *In* A. Brandolini & F. Salamani, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics*, p. 329-339.

Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Paterniani, E. 1990. Maize breeding in the tropics. *Crit. Rev. Plant Sci.*, 9: 125-154.

Paterniani, E. & Lonnquist, J.H. 1963. Heterosis in interracial crosses of corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.*, 504-507.

Poehlman, J.M. 1987. *Breeding field crops*, 3rd ed. Westport, CT, USA, AVI Publishing Company.

Rawlings, J.O. & Thompson, D.L. 1962. Performance level as the criterion for the choice of maize testers. *Crop Sci.*, 2: 217-220.

Russell, W.A. & Eberhart, S.A. 1975. Hybrid performance of selected maize lines from reciprocal recurrent and testcross selection programs. *Crop Sci.*, 15: 1-4.

Russell, W.A., Eberhart, S.A. & Vega, U.A. 1973. Recurrent selection for specific combining ability in two maize populations. *Crop Sci.*, 13: 257-261.

Salhuana, W. & Sevilla, R., eds. 1995. *Latin American Maize Project (LAMP), stage 4 results from homologous areas 1 and 5.* ARS Special Publication. Beltsville, MD, USA.

Sánchez, G. & Goodman, M.M. 1992. Relationship among Mexican and some North American and South American races of maize. *Maydica*, 37: 41-51.

Shull, G.H. 1908. The composition of a field of maize. *Am. Breed. Assoc. Rep.*, 4: 296-301.

Shull, G.H. 1909. A pure-line method of corn breeding. *Am. Breed. Assoc. Rep.*, 5: 51-59.

Singh, J. 1986. Country reports. India maize production and research. *In* R.N. Wedderburn & C. De Leon, eds. *Proc. 2nd Asian Reg. Maize Worksop*, Indonesia, p. 48-69. Mexico, DF, CIMMYT.

Singh, N.N. 1995. Hybrid maize research and development in India. *In* M. Rai & S. Mauria, eds. *Hybrid research and development*, p. 37-44. New Delhi, Indian Society of Seed Technology, IARI.

Smith, J.S.C., Smith, O.S., Wright, S., Wall, S.J. & Walton, M. 1992. Diversity of US hybrid maize germplasm as revealed by restriction fragment length polymorphism. *Crop Sci.*, 32: 598-604.

Sprague, G.F. 1946. Early testing of inbred lines of corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 38: 108-117.

Sprague, G.F. 1955. Corn breeding. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement*, p. 221-292. New York, NY, USA, Academic Press.

Sprague, G.F. & Eberhart, S.A. 1977. Corn breeding. *In* G.F. Sprague, ed. *Corn and corn improvement*, p. 305-362. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Sprague, G.F. & Federer, W.T. 1951. A comparison of variance components in corn yield trials: II error, year x variety, location x variety, and variety components. *Agron. J.*, 43: 535-541.

Sprague, G.F. & Tatum, L.A. 1942. General versus specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.*, 34: 923-932.

Stadler, L.J. 1944. Gamete selection in corn breeding. *J. Am. Soc. Agron.*, 36: 988-989.

Stringfield, G.H. 1974. *Developing heterozygous parent stocks for maize hybrids.* DeKalb, IL, USA, DeKalb Ag. Research.

Stuber, C.W. 1992. Biochemical and molecular markers in plant breeding. *Plant Breed. Rev.*, 9: 37-61.

Tanksley, S.D. & Nelson, J.C. 1996. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor. Appl. Genet.*, 92: 191-203.

Vasal, S.K. 1986. Approaches and methodology in the development of QPM hybrids. In *Anais do 15 Congresso Natioal de Milho e Sorgo*, Brasilia, p. 419-430. Documentos 5. Brasilia, EMBRAPA-CNPMS.

Vasal, S.K., Beck, D.L. & Crossa, J. 1987. *CIMMYT research highlights 1986.* Mexico, DF, CIMMYT.

Vasal, S.K. & De León, C. 1994. Current status and strategy for promoting hybrid maize technology. *In* R.S. Paroda & M. Rai, eds. *Hybrid research and development needs in major cereals in the Asia-Pacific region,* p. 31-45. Bangkok, FAO Regional Office for Asia and the Pacific.

Vasal, S.K., Dhillon, B.S. & Srinivasan, G. 1995. Changing scenario of hybrid maize breeding and research strategies to develop two-parent hybrids. *In* M. Rai & S. Mauria, eds. *Hybrid research and development,* p. 19-36. New Delhi, Indian Society of Seed Technology, IARI.

Vasal, S.K., Dhillon, B.S., Srinivasan, G., McLean, S.D., Crossa, J. & Zhang, S.H. 1995a. Effect of S_3 recurrent selection in four tropical maize populations on their selfed and randomly mated generations. *Crop Sci.,* 35: 697-702.

Vasal, S.K., Dhillon, B.S., Srinivasan, G., Zhang, S.H. & McLean, S.D. 1995b. Recurrent selection for inbreeding-stress tolerance in four intermediate-maturity maize populations. *Maydica,* 40: 159-164.

Vasal, S.K., Dhillon, B.S. & Zhang, S.H. 1995. Improvement in selfed and random-mated generations of four subtropical maize populations through S_3 recurrent selection. *Euphytica,* 83: 1-8.

Vasal, S.K., Srinivasan, G., Han, G.C. & Gonzalez, F.C. 1992a. Heterotic patterns of eighty-eight white subtropical CIMMYT maize lines. *Maydica,* 37: 319-327.

Vasal, S.K., Srinivasan, G., Pandey, S., Córdova, H.S., Han, G.C. & Gonzalez, F. 1992b. Heterotic patterns of ninety-two white tropical CIMMYT maize lines. *Maydica,* 37: 259-270.

Vianna, R.T., Gama, E.E.G., Naspolini Filho, V., Moro, J.R. & Vencovsky, R. 1982. Inbreeding depression of several introduced populations of maize (*Zea mays* L.). *Maydica,* 27: 151-157.

Villena, D.W. 1975. *Summary of results 1974 PCCMCA cooperative yield trials.* Mexico, DF, CIMMYT.

Wellhausen, E.J. 1978. Recent developments in maize breeding in the tropics. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics,* p. 59-84. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Sélection pour la résistance aux maladies

R.L. Paliwal

Nous avons décrit les diverses maladies qui affectent le maïs dans le chapitre «Maladies du maïs». Les chercheurs ont identifié des résistances génétiques pour la plupart des maladies ayant une importance économique; les gènes de résistance existent dans le génome du maïs. On pourrait exploiter, si nécessaire, la tolérance à quelques maladies qui se trouve chez des parents du maïs (téosinte et *Tripsacum*). Renfro (1985) souligna que l'incorporation de résistance non spécifique de l'hôte a fourni le principal moyen de contrôle des maladies. Le traitement chimique n'est ni nécessaire ni recommandé pour le contrôle de quelque maladie que ce soit sous les tropiques. Toutefois, le traitement des semences contre les maladies transmises par le sol est recommandé afin d'assurer une bonne germination et une densité appropriée de plantes. Dans les années 70 et au début des années 80, on contrôla le mildiou duveteux grâce à un traitement des semences à l'aide d'un fongicide systémique. A l'heure actuelle, ce traitement n'est plus nécessaire car il existe de bonnes variétés et de bons hybrides avec un niveau raisonnable de résistance à cette maladie.

TYPES DE RÉSISTANCES

La résistance est la capacité d'une plante à réduire la croissance et le développement d'un pathogène (parasite) aprés contact entre l'hôte et le pathogène ou après que le pathogène ait commencé son développement ou se soit établi (Niks, Ellis et Parlevliet, 1993). La résistance est un caractère recherché, il est principalement contrôlé par un système génétique nucléaire, parfois par le cytoplasme. La résistance cytoplasmique est sous le contrôle d'unités héréditaires à l'intérieur du cytoplasme, localisées principalement dans les chloroplastes et les mitochondries (Smith et White, 1988). La résistance cytoplasmique est transmise par le parent maternel. On peut incorporer la résistance cytoplasmique en rétro-croisant (*back-cross*) le parent récurrent choisi (parent mâle) avec le cytoplasme parental désiré (parent femelle).

La résistance génétique peut être contrôlée selon les cas par un ou par un nombre restreint de gènes majeurs (monogénique qualitative ou oligogénique), ou dans la plupart des cas par un grand nombre de gènes (systéme polygénique). On parle de: (i) résistance verticale ou spécifique à une race; ou (ii) résistance polygénique, horizontale, non spécifique, généralisée et résistance aux champs. Le travail avec des résistances de types monogéniques et spécifiques présente certains avantages. Le classement entre sensible ou résistant est basé sur le type spécifique de lésion, la sélection des plantes résistantes dans les descendances en cours de ségrégation est assez facile. Le transfert d'une telle résistance spécifique est aussi facile. Toutefois, une telle résistance peut disparaître facilement et rapidement avec la mutation d'un seul gène ou même de quelques gènes. Renfro (1985) indiqua que, face à une résistance spécifique, le pathogène est soumis à une plus forte pression pour assurer sa survie; il doit alors se modifier par mutation.

La résistance non spécifique, quantitative ou horizontale, est plus difficile à travailler en raisons du grand nombre de gènes impliqués. Son hérédité, qui est polygénique et

quantitative, montre une variation continue. Il est souvent difficile de faire la différence entre plantes résistantes et plantes sensibles car l'effet de chaque gène est faible. Une caractéristique importante de la résistance horizontale est sa plus grande stabilité et durabilité en raison de l'effet tampon du système polygénique. Vanderplank (1984) insista sur le fait que les résistances verticales et horizontales pouvaient coexister et que la résistance chez beaucoup de plantes hôtes pouvait être un mélange des deux types dans diverses proportions. Renfro (1985) suggéra qu'une situation idéale serait d'avoir les deux types de résistance présents dans une même population de maïs; il est toutefois plus difficile de reconnaître une résistance polygénique pour un caractère si une résistance spécifique est aussi présente.

Vanderplank (1984) souligna en outre qu'il pouvait y avoir une incompatibilité entre forte résistance à une maladie et rendement élevé en grain. Une réserve métabolique importante induit une perte de résistance. Une telle perte de résistance, si elle a lieu, affecte plus généralement une résistance horizontale, tandis qu'une résistance verticale a plus de chance d'y échapper. Ceci peut être une des raisons pour lesquelles les sélectionneurs préfèrent la résistance verticale, si elle est disponible et si elle peut être stabilisée. La résistance verticale peut être employée avec succès mais elle doit être utilisée à bon escient. On peut s'attendre à ce que des mutations qui rendront virulents les parasites non virulents se produisent, entraînant ainsi la disparition de la résistance. D'autre part, la résistance horizontale est stable, elle peut être introduite chez le maïs sans affecter d'une manière significative les autres variables. Ainsi, il devrait être possible de sélectionner des variétés pour la résistance horizontale sans réduire les capacités de réserve de la plante. Les rendements de ces variétés devraient être élevés, meilleurs que ceux des variétés témoins aussi bien en cas d'attaque de maladies qu'en l'absence de celles-ci.

On a utilisé la résistance horizontale pour la plupart des maladies du maïs. La résistance monogénique ou oligogénique a, quant à elle, été utilisée dans un nombre de cas relativement restreints tels que la brûlure septentrionale des feuilles (avec la résistance polygénique), la maladie des taches de goudron et le virus de la striure du maïs. Souvent la résistance à une maladie ne fonctionne pas sur le mode "par tout ou rien". Elle varie de "partiellement résistant" jusqu'à une immunité presque totale. La variation dans l'expression de la résistance peut être due: (i) à des différences dans la virulence de l'organisme en cause; (ii) à des différences dans les gènes responsables de la résistance chez l'hôte; et (iii) aux environnements qui affectent l'expression finale et le développement de la maladie (Renfro, 1985). Des génotypes résistants à une maladie dans un environnement donné peuvent voir leur résistance disparaître dans un autre environnement, soit parce que l'infestation est beaucoup plus forte, soit parce que la race du pathogène est différente. Les germplasms résistants à la pourriture de l'épi ou au mildiou duveteux présentent un niveau variable de résistance en fonction de la virulence de l'inoculum.

SOURCES DE RÉSISTANCE

La variabilité génétique des populations de maïs pour la résistance à la plupart des maladies est souvent suffisante pour permettre aux sélectionneurs de travailler sur la résistance en même temps que sur les autres caractères, à l'aide de schémas de sélection récurrente. Les maladies des plantules, les pourritures des tiges et des épis, les brûlures des feuilles, les rouilles et la plupart des maladies bactériennes tombent dans cette catégorie. La fréquence des gènes de résistance pour une maladie peut être élevée ou faible. Les cultivars améliorés, dont on a amélioré la résistance à une maladie en augmentant la fréquence des allèles résistants, peuvent être introgressés chez une population présentant une fréquence plus faible de ces

allèles. Pour quelques maladies tropicales telles que le mildiou duveteux, le virus de la striure du maïs et le dépérissement tardif, les gènes de résistance peuvent ne pas être présents ou leurs fréquences peuvent être trop faibles pour permettre une sélection efficace. Quelques variétés locales et variétés des agriculteurs seront de bonnes sources de gènes de résistance pour ces maladies, ces gènes pouvant être transférés dans les variétés améliorées. Les parents sauvages et les espèces apparentées sont souvent des sources de résistance chez d'autres espèces cultivées; jusqu'ici, il n'a pas été nécessaire de chercher en dehors du génome du maïs. De la même façon, on n'a pas eu recours chez le maïs à la création de résistance par mutation.

SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE AUX MALADIES

La plupart des programmes d'amélioration maïs considèrent la résistance aux maladies comme un caractère important. Elle fait l'objet de sélection dans les pépinières tout comme les autres caractères agronomiques. La différence principale entre la sélection pour la résistance aux maladies et celle des autres caractères est que la première est un système à deux variables – hôte et pathogène – où les deux protagonistes jouent un rôle d'égale importance pour la sélection de la résistance aux maladies. L'hôte, le germplasm maïs, doit posséder les gènes de résistance pour la maladie concernée, sinon ces gènes devront être transférés d'une source de résistance connue vers la population à améliorer. L'incidence du pathogène doit être telle que la maladie puisse s'exprimer soit par infestation naturelle, soit par inoculation artificielle, afin de pouvoir différencier les plantes résistantes des plantes sensibles. Si cela n'est pas possible dans la pépinière de sélection normale, on devra créer une pépinière spéciale où les conditions permettront de faire un tri fiable pour la résistance aux maladies. N'importe quel schéma de sélection récurrente décrit dans le chapitre «Sélection récurrente du maïs» peut être utilisé pour augmenter la fréquence des gènes de résistance et le niveau de résistance. Enfin, la sélection pour la résistance aux maladies doit devenir partie intégrante de l'amélioration des populations afin de combiner la résistance aux maladies avec les autres caractères agronomiques. Parfois, la sélection pour la résistance à une maladie est étroitement associée à un caractère agronomique sur lequel le sélectionneur devra travailler. Par exemple, la sélection pour la tolérance au froid au stade plantule, la résistance à la verse, la capacité de la plante à rester verte, la couverture serrée des spathes, sont souvent corrélées avec des réactions à des maladies. Le sélectionneur et le phytopathologiste ont un rôle d'égale importance à jouer dans la sélection et l'utilisation de la résistance aux maladies. Ils doivent travailler ensemble pour obtenir le maximum du maïs en terme de rendement et de qualité des grains (Poehlman, 1987). Renfro (1985) insista sur les responsabilités de la tâche du phytopathologiste qui doivent inclure: (i) l'étude de la variabilité, de la gamme d'hôtes et de la réaction à l'environnement des pathogènes en cause; (ii) l'étude de la nature de la résistance y compris l'hérédité; et (iii) l'amélioration des méthodes de sélection et de testage qui pourront être utilisées efficacement dans un programme général d'amélioration maïs.

Les maladies atteignent souvent un niveau qui affecte le rendement du maïs dans les pépinières, facilitant ainsi la sélection de génotypes résistants sans avoir recours à aucune sélection pour la résistance aux maladies. D'autre part, l'apparition de la maladie dans un lieu ou pendant une saison peut être affectée par un certain nombre de facteurs environnementaux, principalement climatiques; il en résulte que la sélection pour la résistance peut être difficile à répéter d'une saison à l'autre ou d'une année à l'autre. Dans de tels cas, les efforts de recherche doivent être consacrés à assurer un niveau d'infestation capable de réduire le rendement, afin de permettre de raccourcir au maximum le

temps l'identification des réactions aux maladies des matériels génétiques en cours de sélection (Fajemisin *et al.*, 1985). Une autre solution est le recours à des lieux de testage spécifiques, connus pour leurs fréquences élevées d'infestation des maladies. Cette approche est aussi utilisée pour les maladies qui ont une aire géographique restreinte. Les pépinières spécialisées et les efforts de sélection doivent être faits dans les zones où la maladie est courante.

SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE À DES MALADIES SPÉCIFIQUES

On utilise les tests au froid pour mesurer la capacité des semences à germer rapidement sous de basses températures et à résister à l'infestation d'organismes entraînant la pourriture au stade plantule. On emploie couramment une serviette enroulée pour réaliser le test au froid chez le maïs (Poehlman, 1987). On réalise le test en enroulant les semences dans une serviette en papier humide avec de la terre provenant d'un champ ayant produit du maïs. La terre fournit l'inoculum pour le pathogène. On conserve d'abord les semences à une température basse (environ 10°C) pendant sept à dix jours puis on les met à germer à une température plus élevée (environ 30°C). Les plantules ayant une croissance saine sont généralement résistantes à la pourriture des plantules due au *Pythium* spp., à *Diplodia maydis* et à *Gibberella zeae*.

Résistance à la pourriture des tiges et à la verse

L'épaisseur de l'écorce et la résistance à l'infestation par les champignons responsables de la verse parasitaire des tiges, entraînent des réponses différenciées des génotypes de maïs à la pourriture de la tige et à la verse. Les sélectionneurs-maïs considèrent la solidité de la tige comme un caractère important dans leur schéma de sélection. On peut conduire la sélection pour la résistance à la pourriture des tiges dans des conditions naturelles d'infestation, la sélection peut aussi être facilitée par des inoculations artificielles. Sprague (1954) signala des progrès importants dans la sélection pour la résistance à la pourriture de la tige en condition artificielle d'inoculation et en infestation naturelle. Barnes (1960) posa la question de la fiabilité et de l'utilité de l'inoculation artificielle pour la sélection de la résistance à la pourriture de la tige: si l'incidence naturelle de la maladie n'est pas suffisante, il est conseillé d'avoir recours à l'inoculation artificielle. Drepper et Renfro (1990) passèrent en revue les techniques d'inoculation de la pourriture des tiges. Les tiges peuvent être inoculées artificiellement avec un seul organisme responsable de la pourriture ou avec un mélange de plusieurs organismes. Ceci peut être fait en utilisant une aiguille épidermique ou en insérant un cure-dent recouvert d'organismes responsables de la pourriture dans un trou fait dans la tige dans le premier entre-nœud allongé; la période d'inoculation s'étale de l'émission du pollen à une semaine après la pollinisation (Mesterhazy et Kovacs, 1986; Poehlman, 1987; De Leon et Pandey, 1989; Drepper et Renfro, 1990). La tige est fendue dans le sens de la longueur au moment de la récolte; on utilise l'étendue et l'intensité du développement du tissu malade pour identifier les lignées sensibles ou résistantes. De Leon et Pandey (1989) signalèrent des gains importants pour l'amélioration de la résistance à la pourriture des tiges sur huit pools tropicaux de maïs en utilisant la sélection épi-ligne modifiée et les inoculations artificielles. Cette sélection a augmenté la fréquence des plantes dont les tiges et les feuilles restent vertes et vivantes jusqu'à la récolte, dans les huit pools. Les plantes qui restaient vertes présentaient une résistance accrue à la pourriture des tiges.

Brûlure des feuilles

On a réalisé des progrès importants pour la résistance à la brûlure septentrionale et à la

brûlure méridionale des feuilles. Ce travail s'est fait efficacement en condition d'infestation naturelle et d'inoculation artificielle. Fajemisin *et al.*, (1985) suggérèrent d'utiliser les feuilles des plantes infestées comme source d'inoculum. Les feuilles sont d'abord séchées, pulvérisées et stockées pour l'inoculation. La poudre de feuilles est répandue sur les feuilles des plantules âgées de deux semaines. L'inoculation des taches foliaires due à *Curvularia* se fait de la même façon pour assurer un niveau suffisant d'inoculum pour une sélection efficace. Jeffers et Chapman (1995) utilisèrent avec *Helminthosporium turcicum* une autre méthode consistant à infester des grains de sorgho avec *H. turcicum*. Les grains sont ensuite disposés sur le verticille des feuilles de la plantule de maïs lorsque celle-ci a cinq à six feuilles et que le verticille est bien formé. Lorsque les conditions permettent deux saisons de culture du maïs par an, une saison chaude en été et une autre froide en hiver, on peut effectuer la sélection pour la résistance à *H. turcicum* pendant la saison froide et la résistance à *H. maydis* en été. On a réalisé des progrès importants pour la résistance à *turcicum* et *maydis* pour la plupart des environnements tropicaux. Smith et Cordova (1987) rapportèrent les résultats de sélection pour la résistance à *turcicum* dans huit pools subtropicaux par inoculation artificielle de faible intensité. Après trois cycles de sélection récurrente plein frères et un cycle de S_1, les notes de résistance à *turcicum* dans les pools s'étalaient de 2,1 à 5 sur une échelle de 1 à 5 (1 étant le meilleur et 5 le plus mauvais). Ceballos, Deutsch et Gutierrez (1991) signalèrent une amélioration de 6 et 19 pour cent par cycle pour la résistance à la rouille commune et à *turcicum* dans huit pools subtropicaux précoces à demi tardifs, après quatre cycles de sélection récurrente pleins frères en combinaison avec la sélection de S_1. Dans les hautes terres d'Afrique, la brûlure des feuilles cause encore d'importants dégâts économiques. Il est recommandé de poursuivre une sélection avec infestation naturelle et/ou inoculation artificielle pour atteindre un bon niveau de résistance.

Rouilles des feuilles

On a réalisé une sélection efficace pour la résistance à la rouille commune et à la rouille américaine en infestation naturelle et inoculation artificielle en utilisant des suspensions de spores. En raison de l'absence d'effet antagoniste, on peut inoculer en même temps les pathogènes de la rouille et ceux de la brûlure des feuilles; il ne sera pas, dans ce cas, possible de localiser les points d'infestation (Fajemisinn *et al.*, 1985). L'*Oxalis*, qui est une mauvaise herbe des champs de maïs, est un hôte alternatif de la rouille commune, *Puccinia sorghi*. Cette mauvaise herbe produit suffisamment d'inoculum pour créer les conditions épiphytiques de sélection pour la résistance.

Pourriture de l'épi

La pourriture de l'épi est une des rares maladies qui provoque encore des pertes économiques considérables dans certaines régions tropicales. On a utilisé la résistance génétique pour développer des germplasms avec un niveau de résistance raisonnable aux organismes responsables de la pourriture de l'épi. La sélection et l'amélioration pour la résistance à cette pourriture donnent de meilleurs résultats si le niveau d'infestation n'est pas trop élevé. Les maïs avec protéines de qualité (MPQ) sont particulièrement sensibles au champignon de la pourriture de l'épi. D' importants progrès ont été réalisés en ce qui concerne la résistance à la pourriture de l'épi pour ce type de germplasm, en utilisant l'infestation naturelle et l'inoculation artificielle (Bjarnason et Vasal, 1992; Vasal, 1994). Le germplasm des hautes terres andines à endosperme tendre est aussi très sensible à la pourriture de l'épi. La sélection récurrente en condition d'infestation naturelle a permis

de remédier à ce défaut. On a pu améliorer les germplasms cornés et dentés par inoculation artificielle et infestation naturelle. Nowell (1995) insista sur le fait que, très probablement, l'infestation naturelle ne permet pas un niveau suffisant du pathogène pour permettre une bonne sélection. Aussi a-t-on mis au point plusieurs méthodes d'inoculation pour la pourriture de l'épi. Cette inoculation se fait soit par culture du pathogène sur un milieu artificiel à partir de grains infestés, soit par utilisation de la terre et pulvérisation des épis (Fajemisin *et al.*, 1985; De Leon et Pandey, 1989; Drepper et Renfro, 1990; Nowell, 1995). De Leon et Pandey (1989) inoculèrent des soies fraîches par injection, à l'aide d'une seringue automatique, d'une solution de culture contenant plusieurs isolats de *Fusarium moniliforme*. Ils signalèrent qu'en utilisant un schéma de sélection récurrente épi-ligne modifié, avec inoculation artificielle sur plusieurs pools, ils obtinrent une augmentation de rendement de 2,50 pour cent et une diminution de la pourriture de l'épi de 0,90 pour cent par cycle. Le principal problème lié à l'inoculation artificielle avec les agents pathogènes de la pourriture de l'épi, est le contrôle de l'uniformité de l'inoculation afin de permettre une sélection sûre. Nowell (1995) remarqua que la façon la plus naturelle, pratique et efficace de déclencher une infestation importante de pourriture de l'épi était l'introduction de plantes infestées dans la population à sélectionner. Des épis malades pulvérisés constituent une bonne source d'inoculum. On peut aussi utiliser des cultures pures, spécialement préparées sur des grains de maïs pour fabriquer de l'inoculum, ou des suspensions pures. L'inoculum peut être placé sur le verticille de la plante un peu avant la floraison ou à la base de l'épi. Si l'inoculum est déposé à la surface du sol ou sur le verticille de la plante à un stade précoce de sa croissance, il peut aussi servir pour l'inoculation de la pourriture des tiges. Nowell (1995) signale la réalisation de progrès importants pour la résistance à la pourriture de l'épi en utilisant ces techniques qui ont permis le développement d'une nouvelle série d'hybrides avec une résistance bien meilleure que celle des anciens hybrides. Il existe un niveau seuil d'inoculum à partir duquel les germplasms montrent d'une façon inattendue une grande sensibilité.

Mildiou duveteux

Jusqu'aux années 70 le mildiou duveteux était une des maladies du maïs les plus redoutées d'Asie. Le développement de germplasms résistants en Asie et dans d'autres parties du monde a presque complètement circonscrit la menace de cette famille de maladies. *Suwan 1* est un bon exemple de développement de germplasm résistant au mildiou duveteux, il est actuellement utilisé non seulement en Asie mais aussi dans plusieurs autres parties du monde (Sriwatanapongse, Jinahyon et Vasal, 1993). Précédemment, la majorité des germplasms améliorés était sensible aux mildious duveteux et la résistance devait être introduite à partir de variétés locales des Philippines qui présentaient des gènes de résistance. Par la suite, on utilisa des variétés améliorées des Philippines, comme *Philippine DMR 1* ou *DMR 5*, comme source de résistance pour développer *Suwan 1*. La technique de sélection pour la résistance au mildiou duveteux consiste essentiellement à croiser le germplasm à améliorer avec une bonne source de résistance et à faire des croisements en retour (*back-crosses*) sur le parent récurrent. La sélection des familles de *back-crosses* se fait dans une pépinière de maladies semée avec des lignées infestées pour la propagation du mildiou duveteux. De plus, les lignes à tester peuvent être ensuite pulvérisées directement avec de la culture d'inoculum. Siradhana *et* al. (1976), Singburaudom et Renfro (1982), Pupipat (1982), Fajemisin *et al.* (1985), Sriwatanapongse, Jinahyon et Vasal (1993), De Leon (1994) et Kling, Cardwell et Kim (1995),

décrivirent dans le détail les techniques d'inoculation et leurs variantes. On peut employer ces techniques pour réaliser une infestation faible ou forte en utilisant une charge d'inoculum plus ou moins forte pour pulvériser sur les lignes. On peut contrôler la charge d'inoculum en pulvérisant les lignes à un stade précoce (une semaine après la levée) ou plus tardivement (deux à trois semaines après la levée) (Kaneko et Aday, 1980; Fajemisin *et al.*, 1985). Il existe un seuil de l'effet de l'inoculum correspondant à un niveau de résistance. On a développé des variétés résistantes au mildiou duveteux pour presque tous les environnements où cette maladie revêtait une importance économique (De Leon, 1976; Craig, 1980; Renfro, 1985; Fajemisin *et al.*, 1985; Kim *et al.*, 1990; De Leon *et al.*, 1993). Sriwatanapongse, Jinahyon et Vasal (1993) expliquèrent que la population *Suwan 1* fut améliorée par sept cycles (C) de sélection récurrente S_1. L'infestation par le mildiou duveteux passa de 80 pour cent en C_0 à moins de 5 pour cent en C_7, et le rendement augmenta de 5 pour cent par cycle. De Leon *et al.*(1993) utilisèrent un schéma de sélection récurrente S_2 pour améliorer quatre populations tropicales pour la résistance au mildiou duveteux ainsi que pour d'autres caractères agronomiques. L'infestation par le mildiou duveteux diminua en moyenne de 11,0 pour cent par cycle pour les quatre populations. L'infestation, qui était en moyenne de 63,1 pour cent en C_0, fut réduite à 18,8 pour cent en C_3. Le gain moyen de rendement en grains pour les quatre populations fut de 507 kg par cycle.

Virus de striure du maïs

L'incidence du virus de la striure du maïs est irrégulière par nature car elle dépend des fluctuations non aléatoires de la distribution des populations de cicadelles, vecteurs de sa transmission. Auparavant, la plupart des variétés cultivées commercialement n'étaient pas résistantes à la striure. Pour ces raisons-là, les tentatives de sélection pour la résistance au virus de la striure du maïs en condition d'infestation naturelle furent des échecs (Fajemisin *et al.*, 1985). Les sélectionneurs de l'Institut international d'agriculture tropicale (IITA) au Nigeria furent les premiers à développer l'élevage des cicadelles pour l'infestation artificielle, à mettre au point les techniques d'inoculation du virus et à sélectionner des germplasms résistants. Kim *et al.* (1982), Fajemisin *et al.*(1985), Bjarnason (1986) et Dabrowski (1989) décrivirent les techniques d'infestations artificielles. Les principales étapes de ces techniques sont: (i) la collecte de cicadelles femelles dans leurs habitats naturels ou dans les champs; (ii) l'examen des descendances de chaque femelle et l'identification des espèces à partir des mâles; (iii) l'élevage et la multiplication d'une espèce connue pour son aptitude à transmettre efficacement le virus; (iv) la ponte des œufs en cage pendant sept jours; (v) la métamorphose nymphale en cage pendant deux à trois semaines; (vi) la collecte des adultes à l'aide d'un aspirateur, qui sont ensuite nourris pendant 48 heures à l'aide de plantes infestées par le virus; (vii) la collecte des adultes infestés à l'aide d'un aspirateur, qui sont alors anesthésiés à l'aide de gaz de dioxyde de carbone et seront disposés (quatre par plante) sur le verticille des lignes à tester; et (viii) la notation, cinq à sept jours après l'infestation, des lignes à tester pour les symptômes de la striure. Une autre technique utilisée à la place de l'inoculation artificielle, dans le cas de populations naturelles de cicadelles importantes, est le recours à des lignes infectantes semées avec des germplasms sensibles. Dès que le vecteur est infesté, la transmission du virus est instantanée et facile. Les lignes infestées sont semées quatre semaines avant les lignes à tester (Rao et Ristanovic, 1986). Kim *et al.* (1982) et Bjarnason (1986) décrivirent plusieurs sources de résistance à la striure. Au départ, on identifia la résistance à la striure dans une population de TZ-Y: elle fut utilisée pour développer des

germplasms résistants. On identifia la variété *la Révolution* de l'île de la Réunion comme une bonne source de résistance, dont la valeur agronomique était médiocre. Par la suite, on trouva quelques variétés avec de bonnes valeurs agronomiques (populations 10, 11 et 12) que l'on utilisa comme source de résistance à la striure. De grands progrès ont été réalisés dans le développement de germplasms, variétés et hybrides résistants à la striure et de bonne valeur agronomique, en utilisant les techniques de sélection récurrente et de *backcrosses* modifiés (Fajemisin *et al.*, 1985; Bjarnason, 1986; Kim *et al.*, 1987, 1989; Short, Wedderburn et Pham, 1990; Muthamia, Empig et Ininda, 1995). Bajet et Renfro (1989) signalèrent la possibilité d'utiliser la résistance des hôtes au vecteur pour contrôler la striure ainsi que d'autres maladies virales. Kairo *et al.* (1995) signalèrent l'existence d'un mécanisme de résistance chez quelques germplasms de maïs, qui pourrait être utilisé contre la cicadelle vecteur.

Maladie du rabougrissement du maïs

La résistance naturelle au rabougrissement du maïs est disponible et les premières tentatives pour sélectionner de hauts niveaux de résistance à cette maladie furent couronnées de succès. De Leon (1982), après quatre cycles de sélection S_1 et recombinaison des lignées S_1 inoculées artificiellement, mena des tests dans des conditions de fortes infestations naturelles. Ce travail permit la création de variétés ayant une résistance accrue au rabougrissement et un rendement plus élevé aussi bien sous infestation qu'en l'absence de la maladie. Cordova (1996) signala des résultats semblables pour l'amélioration de la résistance au rabougrissement. Dans un milieu affecté par la maladie, le rendement de la variété NB-6, résistante au rabougrissement, était de 3,5 tonnes/ha comparé à 1,5 tonnes/ha pour un hybride sensible. Les techniques d'inoculation artificielle n'ont pas réussi. Il serait souhaitable de mettre au point des techniques qui permettraient d'assurer une infestation forte et uniforme pour déterminer les réactions des germplasms de maïs aux différents pathogènes qui composent le complexe du rabougrissement. Gussie, Fletcher et Claypool (1995) décrivirent la méthode d'inoculation artificielle avec le spiroplasme du rabougrissement du maïs et son développement dans les différentes parties de la plante. Ils détectèrent la présence du spiroplasme dans les feuilles, seulement 14 jours après l'exposition aux cicadelles infectantes (*Dalbulus maidis)*, c'est-à-dire deux semaines avant l'apparition des symptômes. Le titrage de la plante en spiroplasme reste relativement faible pendant les trois ou quatre semaines qui suivent l'inoculation. Le titrage maximum est atteint plus rapidement chez les plantes inoculées au stade quatre feuilles que chez celles inoculées au stade une feuille.

Résistance à la contamination et au développement de l'aflatoxine

Comme nous l'avons expliqué dans le chapitre «Maladies du maïs», le développement de l'aflatoxine sur les grains peut être circonscrit à l'aide de pratiques agronomiques appropriées au moment de la récolte et par un séchage et stockage adéquat (Zuber, Lillehoj et Renfro, 1987). Lillehoj et Wall (1987) signalèrent l'efficacité d'un traitement chimique pour réduire le développement de l'aflatoxine. Garcia et Pantua (1994) indiquèrent la possibilité de contrôler le champignon responsable de la formation de l'aflatoxine par une pulvérisation avec de l'ammoniaque. Des études récentes signalent qu'il est possible de sélectionner des germplasms avec un certain niveau de résistance au développement de l'aflatoxine. On sait que les germplasms de maïs présentent des différences pour la production d'aflatoxine et que ces différences sont contrôlées génétiquement (Lillehoj et Zuber, 1981; Tucker *et al*, 1986). Tucker *et al.* (1986) et

King et Zummo (1987) proposèrent des techniques d'inoculation pour tester la résistance à l'infestation par *Aspergillus* et à la formation d'aflatoxine. De Leon *et al.* (1995) inoculèrent les semences de maïs de trois populations avec une suspension de culture d'*Aspergillus* spp. connue pour produire de l'aflatoxine. Ils trouvèrent des différences dans l'accumulation d'aflatoxine; la population 31 DMR fut moins infestée que les populations 22 DMR et 28 DMR. Toutefois, trois cycles de sélection récurrente ne parvinrent pas á améliorer le niveau de résistance. Wallin, Widstrom et Fortnum (1991) signalèrent que la concentration en aflatoxine B-1 de la population *Ibadan B* et d'un croisement faisant intervenir la lignée Mo20W avec un téosinte pérenne diploïde *Zea diploperennis*, était invariablement basse. Barry, Widstrom et Darrah (1992) confirmérent que ces variétés produisaient moins d'aflatoxine en pré-récolte du grain. Mo20W x téosinte avait moins d'aflatoxine qu'*Ibadan B*. Il semble que la résistance à l'infestation par des champignons responsables de la production d'aflatoxine soit un caractère pour lequel des gènes de résistance peuvent être recherchés chez des parents sauvages. Widstrom (1996) étudia le problème de l'aflatoxine chez le maïs et résuma les travaux de sélection d'hybrides résistants.

Striga

La meilleure approche du problème du *Striga* est l'adoption de pratiques agronomiques appropriées. Hassan, Ransom et Djiem (1995) et Odhiambo et Ransom (1995) décrivirent les diverses pratiques pour le contrôle du *Striga* en Afrique. Kim *et al.* (1985) et Ransom, Eplee et Langston (1990) signalèrent des variations génétiques pour la résistance ou la tolérance au *Striga* chez le maïs. Kim (1990) rapporta que trois parents sauvages du maïs (*Zea diploperrenis, Zea mexicana* et quelques espèces de *Tripsacum*) montraient un certain niveau de résistance au *Striga*, mis en évidence par une apparition plus faible du parasite dans des parcelles infestées. Kim (1994) étudia, dans un champ infesté de *Striga*, dix lignées et leurs croisements diallèles pour leur tolérance à *Striga hermonthica* (symptômes visibles chez l'hôte et comptages des plantes de *Striga* levées). Il conclut que la résistance et la tolérance de ces lignées étaient polygéniques et l'hérédité quantitative. Kim et Adetimirin (1995) signalérent l'existence d'un niveau moyen de tolérance au *Striga* chez un certain nombre de races de maïs, de lignées et leurs hybrides. Diallo et Ransom (1996) testèrent plusieurs lignées de maïs pour leur résistance au *Striga* pendant quatre ans dans des parcelles infestées. Ils observèrent une interaction significative entre le *Striga* et le génotype, ils identifièrent des lignées résistantes qui, combinées, pourraient produire des synthétiques et des hybrides. Ejeta et Butler (1993) suggérérent que les composantes complexes de la résistance au *Striga* pouvaient être scindées en sous-composantes basées sur la compréhension des divers stades impliqués dans le développement du parasite et sur les diverses interactions entre l'hôte et le parasite. Si une variation génétique existe ou peut être créée pour chaque stade du parasitisme, il devrait être possible d'accumuler des gènes multiples pour la résistance aux diverses interactions dans un ensemble génétique, pour un contrôle efficace du parasitisme du *Striga*.

RESISTENCE MULTIPLE AUX MALADIES

Quand la sélection pour la résistance aux maladies est conduite en condition d'infestation naturelle et que la population à améliorer présente une variabilité génétique pour la résistance à plusieurs pathogènes, le sélectionneur peut améliorer le germplasm pour plusieurs maladies simultanément. En condition d'inoculation artificielle et en l'absence d'antagonisme, on peut aussi mener la sélection et l'amélioration pour plus d'une maladie à la fois. Par contre, l'amélioration se fait

normalement pour une seule maladie à la fois, si la résistance à une maladie non disponible dans la population doit être transférée à partir d'une source de résistance extérieure. Fajemisin *et al.* (1985) signalèrent l'amélioration simultanée pour la résistance au mildiou duveteux et aux maladies de la striure. Ils croisèrent les sources DMR des Philippines et de Thaïlande avec des populations ayant une résistance à la striure et ils sélectionnèrent ensuite dans des pépinières séparées, en présence d'infestations naturelles pour les deux maladies. Il en résulta une amélioration pour la résistance aux deux maladies. On a essayé l'utilisation de transposons comme marqueurs moléculaires et le clonage des gènes pour des résistances multiples (voir chapitre «Cytogénétique du maïs tropical»). On désigne les gènes de résistance aux maladies qui permettent de résister à une gamme de divers pathogènes sous le nom de gènes «R». Le clonage moléculaire des gènes R a montré que les protéines codées par ces gènes possédaient certaines caractéristiques en commun. Ce fait indique que diverses plantes peuvent avoir développé des signaux communs de mécanismes de transduction pour l'expression de la résistance à une large gamme de pathogènes sans rapport entre eux. La caractérisation des signaux moléculaires impliqués dans la virulence et les événements moléculaires conduisant à l'expression de la résistance peuvent mener à de nouvelles stratégies pour la résistance multiple aux maladies à partir de génotypes différents ou même des espèces différentes (Staskawicz, Ausubel et Jones, 1995).

BIBLIOGRAPHIE

Bajet, N.B. & Renfro, B.L. 1989. The hopper-borne diseases of maize and control by vector resistance. *In* CIMMYT, ed. *Toward insect resistant maize for the third world,* p. 156-162. Mexico, DF, CIMMYT.

Barnes, J.M. 1960. Investigations on stalk rot of corn caused by *Gibberella zeae*. Ithaca, NY, USA, Cornell University. (Ph.D. dissertation)

Barry, D., Widstrom, N.W. & Darrah, L.L. 1992. Maize ear damage by insects in relation to genotype and aflatoxin contamination in preharvest maize grain. *J. Econ. Entomol.*, 85: 2492-2495.

Bjarnason, M. 1986. Progress in breeding for resistance to the maize streak virus disease. *In* B. Gelaw, ed. *To Feed Ourselves. Proc. 1st Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop,* Lusaka, Zambia, p. 197-207. Mexico, DF, CIMMYT.

Bjarnason, M. & Vasal, S.K. 1992. Breeding of quality protein maize (QPM). *Plant Breed. Rev.*, 9: 181-216.

Ceballos, H., Deutsch, J.A. & Gutiérrez, H. 1991. Recurrent selection for resistance to *Exserohilum turcicum* in eight subtropical maize populations. *Crop Sci.*, 31: 964-971.

Córdova, H.S. 1996. *Development, improvement and seed production of germplasm resistant to biotic and abiotic adverse factors. Strategies and achievements 1986-1991.* Mexico, DF, CIMMYT.

Craig, J. 1980. Comparative reaction of corn inbreds to oospore and conidial inoculum of *P. sorghi*. *Phytopathology,* 70: 313-315.

Dabrowski, Z.T. 1989. Procedures and techniques for rearing *Cicadulina* leafhoppers. *In* CIMMYT, ed. *Toward insect resistant maize for the third world,* p. 84-93. Mexico, DF, CIMMYT.

De León, C. 1976. Selection for disease resistance in CIMMYT's maize program. *Kasetsart J.*, 10: 168-172.

De León, C. 1982. In *Proc. 10th Reunión de Especialistas en Maíz de la Zona Andina,* Santa Cruz, Bolivia, p. 187-198. Cali, Colombia, CIMMYT.

De León, C. 1994. *Breeding for downy mildew resistance in maize.* Paper presented at the

Egypt National Maize Workshop, Cairo, Egypt, 4-5 Apr. 1994. Cairo, Egyptian National Maize Program.

De León, C., Granados, G., Wedderburn, R.N. & Pandey, S. 1993. Simultaneous improvement of downy mildew resistance and agronomic traits in tropical maize. *Crop Sci.*, 33: 100-102.

De León, C., Kitbamroong, C., Buangsuwan, D. & Tanboonrek, P. 1995. Selection for resistance to aflatoxin formation in maize through seed inoculation. *Food Add. Contam.*, 12: 491-495.

De León, C. & Pandey, S. 1989. Improvement of resistance to ear and stalk rots and agronomic traits in tropical maize gene pools. *Crop Sci.*, 29: 12-17.

Diallo, A.O. & Ransom, J.K. 1996. Progress in breeding maize for *Striga hermonthica* resistance/tolerance at CIMMYT Côte d'Ivoire. In *Proc. 4th General Workshop of Pan African Striga Control Network (PASCON),* Bamako, Mali. PASCON.

Drepper, W.J. & Renfro, B.L. 1990. Comparison of methods for inoculation of ears and stalks of maize with *Fusarium moniliforme. Plant Dis.*, 74: 952-956.

Ejeta, G. & Butler, L.G. 1993. Host plant resistance to *Striga. International crop science* I, p. 561-569. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Fajemisin, J.M., Efron, Y., Kim, S.K., Khadr, F.H., Dabrowski, Z.T., Mareck, J.H., Bjarnason, M., Parkinson, V., Everett, L.A. & Diallo, A. 1985. Population and varietal development in maize for tropical Africa through a resistance breeding approach. *In* A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics*, p. 385-407. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

García, R.P. & Pantua, M.V. 1994. Control of aflatoxin-forming fungi using ammonia on corn and copra. *Philipp. J. Biotech.*, 4: 209.

Gussie, J.S., Fletcher, J. & Claypool, P.L. 1995. Movement and multiplication of *Spiroplasma kunkelii* in corn. *Phytopathology*, 85: 1093-1098.

Hassan, R., Ransom, J. & Ojiem, J. 1995. The spatial distribution and farmers' strategies to control *Striga* in maize: survey results from Kenya. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 250-254. Mexico, DF, CIMMYT.

Jeffers, D.P. & Chapman, S.C. 1995. Yield loss associated with *Exserholium turcicum* and *Puccinia sorghi* in high disease incidence environments. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 157-159. Mexico, DF, CIMMYT.

Kairo, M.T.K., Kiduyu, P.K., Mutinda, C.J.M. & Emplg, L.T. 1995. Maize streak virus. Evidence for resistance against *Cicadulina mbila naude*, the main vector species. *Euphytica*, 84: 109-114.

Kaneko, K. & Aday, B.A. 1980. Inheritance of resistance to Philippine downy mildew of maize, *Peronosclerospora philippinensis. Crop Sci.*, 20: 590-594.

Kim, S.K. 1990. *Archival report of maize, inbred, hybrid and mid-altitude breeding.* Ibadan, Nigeria, Maize Improvement Program, IITA.

Kim, S.K. 1994. Genetics of maize tolerance of *Striga hermonthica. Crop Sci.*, 34: 900-907.

Kim, S.K. & Adetimirin, V.O. 1995. Overview of tolerance and resistance of maize to *Striga hermonthica* and *S. Asiatica. In* D.C. Jewell, S.R. Waddington,

J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 255-262. Mexico, DF, CIMMYT.

Kim, S.K., Efron, Y., Fajemisin, J.M. & Buddenhagen, I.W. 1982. Genetic study of resistance in maize to maize streak virus. In *74th Meet. Am. Soc. Agron. Abstr.*, p. 72.

Kim, S.K., Efron, Y., Fajemisin, J.M. & Buddenhagen, I.W. 1989. Mode of gene action for resistance in maize to maize-streak virus. *Crop Sci.*, 29: 890-894.

Kim, S.K., Efron, Y., Khadr, F., Fajemisin, J.M. & Lee, M.H. 1987. Registration of 16 maize-streak virus resistant tropical maize parental inbred lines. *Crop Sci.*, 27: 824-825.

Kim, S.K., Khadr, F.H., Parkinson, V., Fajemisin, J.M. & Efron, Y. 1985. Maize breeding for *Striga* resistance in Africa. In *Proc. OAU/FAO Workshop on Striga*, Yaoundé, Cameroon, p. 58-74. OAU/FAO.

Kim, S.K., Mareck, J.H., Iken, J., Obajimi, O.A., Olanya, O.M., Oyekan, P. & Kling, J. 1990. Control of downy mildew of maize through development of resistant varieties. In *Proc. Workshop on Downy Mildew Diseases of Maize*. College of Agriculture (IAR & T), Akure, Nigeria, p. 19-24.

King, S.B. & Zummo, N. 1987. Host plant resistance: screening techniques. *In* M.S. Zuber, E.B. Lillehoj & B.L. Renfro, eds. *Aflatoxin in maize*, p. 221-233. Mexico, DF, CIMMYT.

Kling, J.G., Cardwell, K.F. & Kim, S.K. 1995. Advances in screening methods and breeding for downy mildew (*Peronosclerospora sorghi*) resistance of maize. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 164-168. Mexico, DF, CIMMYT.

Lillehoj, E.B. & Wall, J.H. 1987. Decontamination of aflatoxin contaminated maize grain. *In* M.S. Zuber, E.B. Lillehoj & B.L. Renfro, eds. *Aflatoxin in maize*, p. 260-279. Mexico, DF, CIMMYT.

Lillehoj, E.B. & Zuber, M.S. 1981. Variability in corn hybrid resistance to preharvest aflatoxin contamination. *J. Am. Oil Chem. Soc.*, 58: 970A-973A.

Mesterhazy, A. & Kovacs, K. 1986. Breeding corn against Fusarial stalk rot, ear rot and seedling blight. *Acta Phytopath. Entom. Hung.*, 21: 231-249.

Muthamia, Z.K., Empig, L.T. & Ininda, J. 1995. Comparative resistance to MSV disease in genotypes from CIMMYT, IITA and Kenya. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 160-163. Mexico, DF, CIMMYT.

Niks, R.E., Ellis, P.R. & Parlevliet, J.E. 1993. Resistance to parasites. *In* M.D. Hayward, N.O. Bosemark & I. Romagosa, eds. *Plant breeding: principles and prospects*, p. 422-447. London, Chapman & Hall.

Nowell, D.C. 1995. Breeding, screening and evaluation strategies for maize ear rot resistance. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 154-156. Mexico, DF, CIMMYT.

Odhiambo, G.D. & Ransom, J.K. 1995. Long term strategies for *Striga* control. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 263-266. Mexico, DF, CIMMYT.

Poehlman, J.M. 1987. *Breeding field crops*, 3rd ed. Westport, CT, USA, AVI Publishing Company.

Pupipat, U. 1982. The ecology of pests: pathogens. *Prot. Ecol.*, 4: 201-212.

Ransom, J.K., Eplee, R.E. & Langston, M.A. 1990. Genetic variability for resistance to *Striga* in maize. *Cereal Res. Commun.*, 18: 329-333.

Rao, K.N. & Ristanovic, L.D. 1986. The maize pathology program in Zambia. *In* B. Gelaw, ed. *To Feed Ourselves. Proc. 1st Eastern, Central and Southern Africa Reg. Maize Workshop,* Lusaka, Zambia, p. 259-264. Mexico, DF, CIMMYT.

Renfro, B.L. 1985. Breeding for disease resistance in tropical maize and its genetic control. *In* A. Brandolini & F. Salamini, eds. *Breeding strategies for maize production improvement in the tropics,* p. 341-365. Rome, FAO, Florence, Italy, Istituto Agronomico per L'Oltremare.

Short, K., Wedderburn, R. & Pham, H. 1990. *CIMMYT's maize research program in Africa.* Paper presented at the 9th South African Maize Breeding Symp., Pietermaritzburg, South Africa, Mar. 1990.

Singburaudom, N. & Renfro, B.L. 1982. Heritability of resistance in maize to sorghum downy mildew [*Peronosclerespora sorghi* (Weston and Uppal) C.G.Shaw]. *Crop Prot.*, 1: 323-332.

Siradhana, B.S., Dange, S.R.S., Rathore, R.S. & Jain, K.L. 1976. Conidial inoculation technique for evaluating maize germplasm against sorghum downy mildew (*Sclerospora sorghi*) of maize. *Plant Dis.*, 60: 603-605.

Smith, M.E. & Córdova, H.S. 1987. Selección y evaluación de resistencia a *Helminthosporium turcicum* en los pooles subtropicales de maíz del CIMMYT. In *33. Reunión Anual del PCCMCA,* Guatemala, p. 6.

Smith, D.R. & White, D.G. 1988. Diseases of corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* 3rd ed., p. 687-766. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Sprague, G.F. 1954. Breeding for resistance to stalk rot. In *Proc. 9th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, p. 38-43. Washington, DC, ASTA.

Sriwatanapongse, S., Jinahyon, S. & Vasal, S.K. 1993. *Suwan-1: maize from Thailand to the world.* Mexico, DF, CIMMYT.

Staskawicz, B.J., Ausubel, F.M. & Jones, R.D.G. 1995. Molecular genetics of plant disease resistance. *Science,* 268: 661-667.

Tucker, D.H., Jr., Trevathan, L.E., King, S.B. & Scott, G.E. 1986. Effect of four inoculation techniques on aflatoxin concentration of resistant and susceptible corn hybrids inoculated with *Aspergillus flavus. Phytopathology,* 76: 290-293.

Vanderplank, J.E. 1984. *Disease resistance in plants,* 2nd ed. Orlando, FL, USA, Academic Press.

Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns,* p. 79-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Wallin, J.R., Widstrom, N.W. & Fortnum, B.A. 1991. Maize populations with resistance to field contamination by aflatoxin B-1. *J. Sci. Food Agric.*, 54: 235-238.

Widstrom, N.W. 1996. The aflatoxin problem with corn grain. *Adv. Agron.*, 56: 220-280.

Zuber, M.S., Lillehoj, E.B. & Renfro, B.L., eds. 1987. *Aflatoxin in Maize. A Proc. of the Workshop.* Mexico, DF, CIMMYT.

Sélection pour la résistance aux insectes

G. Granados et R. Paliwal

Il existe beaucoup d'exemples bien documentés illustrant le potentiel, et souvent le danger pour le bien-être des humains, de l'activité destructrice des insectes. Dans bon nombre de cas les insectes et les humains sont en compétition pour un même produit agricole dont tous deux ont besoin pour leur nourriture comme moyen de survie. En raison des dommages importants que les insectes infligent souvent aux cultures mises en place par les hommes, dégâts pouvant entraîner l'échec complet ou une réduction nette de la qualité du produit final, plusieurs méthodes de contrôle des insectes ont été conçues et appliquées.

Toutes les méthodes de contrôle présentent des avantages et des inconvénients. Nous décrirons en détail dans le chapitre «Gestion intégrée des ravageurs» la nature et l'efficacité de chacune de ces méthodes. Le présent chapitre propose les avantages, inconvénients et limites de la résistance de la plante hôte aux insectes, ainsi que les techniques de sélection utilisées pour le développement de variétés de maïs résistantes aux attaques des insectes.

PREMIERS EXEMPLES DE VARIÉTÉS RÉSISTANTES AUX INSECTES

Les premières informations sur la découverte de variétés pouvant résister ou tolérer les dégâts d'insectes sans réduction nette du rendement remontent à plus de deux siècles. Dès 1785, on signala la possibilité d'avoir des variétés de blé résistantes à la mouche d'Hessian, *Phytophoga destructor* (Say). Toutefois, ce n'est que 165 ans plus tard (Lindley, 1831) que le premier cas de résistance fut établi, lorsqu'on s'aperçut que la pomme de la variété *Winter Majetin* était résistante au puceron *Eriosoma lanigerum* (Hausm.). Un autre exemple bien connu et très documenté est la résistance confirmée de la vigne américaine au phylloxera, *Phylloxera vitifoliae* (Fetch) (Howard, 1930).

Les deux exemples ci-dessus et bien d'autres encore rendent compte des observations précises faites durant la deuxième partie du XIXe siècle et la première partie du XXe siècle, sur les variétés résistantes, le comportement des insectes ravageurs et les cultures qui leur servaient normalement de nourriture. Toutefois, le développement de variétés résistantes est un phénomène du XXe siècle provoqué par le développement des connaissances fondamentales en génétique et des méthodes de sélection, croisement et hybridation des plantes, intervenu depuis l'époque de Mendel.

Il est théoriquement possible de trouver quelque niveau de résistance chez toute culture ou chez ses proches parents, à n'importe quelle espèce d'insecte qui, normalement, utilise cette culture comme nourriture, abris ou pour sa reproduction. Pour arriver à ce résultat il est nécessaire de suivre quelques étapes bien précises et de satisfaire à certaines conditions. Painter (1951) a étudié et résumé la plupart d'entre elles dans son importante publication qui fait référence, *Insect resistance in crop plants*.

Les concepts de base concernant la plante hôte résistante aux insectes que Painter énonça dans son livre sont encore valables et extrêmement utiles pour la réalisation d'un programme de sélection pour le développement de variétés résistantes aux

insectes. Ils méritent d'être résumés dans ce chapitre.

CONCEPTS DE BASE DE LA RÉSISTANCE DE LA PLANTE HÔTE AUX INSECTES

La résistance d'une plante aux attaques d'un insecte est définie par la quantité relative de qualités héréditaires de cette plante qui agissent sur le degré final de dégâts causés par l'insecte. Le degré de résistance d'une variété à un insecte spécifique observé aux champs, peut être évalué en se référant aux catégories définies ci-dessous:

- Immunité. Une variété immune est celle qu'un insecte spécifique ne consommera ou ne blessera jamais sous n'importe quelle condition connue. Chez le maïs il n'existe pas de variété immune aux attaques de n'importe quel insecte connu pour attaquer des variétés de la même espèce.
- Résistance forte. Une variété avec une forte résistance se manifeste par des dégâts faibles causés par un insecte spécifique dans un ensemble de conditions données.
- Résistance moyenne. Cette variété a un niveau de résistance intermédiaire aux attaques des insectes.
- Résistance faible. Une variété avec une résistance faible présente des dégâts dus à un inseete, égaux ou supérieurs à la moyenne.
- Sensibilité. Une variété sensible présente plus de dégâts que la moyenne.
- Très sensible. Une variété est très sensible quand les dégâts causés par un insecte sont très supérieurs à la moyenne de la culture.

Les chercheurs travaillant sur la résistance des insectes utilisent généralement ces termes et définitions pour l'observation de la réaction des variétés aux champs. Ils insistent sur le fait que la résistance est un terme qui ne peut se définir que par comparaison, généralement avec des variétés plus sensibles.

MÉCANISMES ET FACTEURS DE RÉSISTANCE

Quand on observe la réaction d'un ensemble de variétés aux attaques d'un insecte aux champs ou en serre, on emploiera de façon utile les termes définis ci-dessus pour décider, par comparaison, du niveau de résistance des variétés. Toutefois, pour connaître la cause du niveau de résistance observé aux champs, il sera nécessaire d'avoir recours à des concepts de mécanismes et facteurs de résistance. La connaissance de ces concepts est cruciale pour l'exécution d'un programme de sélection visant à développer des variétés résistantes.

Mécanismes de résistances

En raison de l'utilité évidente de l'identification aux champs et en serre des raisons réelles de la résistance d'une variété donnée, plusieurs chercheurs ont publié des tentatives de classifications des mécanismes de résistance. Elles vont de la classification très simple de Mumford (1931) en deux catégories (épiphylaxie et endophylaxie) à la classification très sophistiquée de Snelling (1941) en 15 catégories. Plus récemment, Painter (1951) divisa le phénomène de résistance observé aux champs en trois mécanismes liés entre eux. Selon lui, un ou deux de ces mécanismes sont présents dans la plupart des cas de résistance qui ont été suffisamment étudiés. Les trois mécanismes postulés par Painter sont la non préférence, l'antibiose et la tolérance.

Non préférence ou préférence

Ces termes sont associés aux groupes de caractères des plantes et de réponses des insectes qui les conduisent à rechercher ou rejeter une plante particulière ou une variété pour pondre, se nourrir ou s'abriter ou bien pour une combinaison de ces trois possibilités.

Antibiose

Painter (1941) proposa ce terme pour désigner les effets défavorables sur la vie de l'insecte résultant pour celui-ci de l'utilisation comme nourriture d'une variété ou d'une espèce hôte résistante. Ces effets peuvent prendre la forme d'une réduction de la fécondité, d'une réduction de la taille, de la durée normale de vie et d'une augmentation de la mortalité.

Tolérance

C'est un mécanisme de résistance par lequel la plante montre sa capacité de croître et de se reproduire ou de réparer, dans une certaine mesure, les dégâts malgré la présence d'une population d'insectes approximativement égale à celle qui endommagerait un hôte sensible.

Ces trois mécanismes, dont les déterminismes génétiques sont différents, sont interconnectés. Les gènes d'une ou plusieurs de ces caractéristiques peuvent être présents dans une variété donnée, mais parfois les autres gènes se trouveront dans d'autres variétés. Ceci entraîne la possibilité de résistance accrue par accumulation de gènes responsables des différents mécanismes de résistance.

Facteurs de résistance

Il est possible d'identifier, à l'aide d'expérimentations convenablement conçues, les mécanismes responsables de la résistance d'une variété donnée aux attaques des insectes. Le chercheur peut alors savoir quel est le mécanisme (ou la combinaison de plusieurs mécanismes) responsable de la résistance observée [non préférence (ou antixénose), antibiose ou tolérance)]. Toutefois, la recherche du facteur de résistance, c'est-à-dire le produit chimique ou la caractéristique morphologique de la plante responsable de la résistance, nécessitera l'analyse chimique de milliers de plantes, souvent sans savoir ce que l'on recherche. Quelquefois on a réussi à établir la base chimique pour la résistance et à identifier les composés en cause (Klun, Tipton et Brindley, 1967; Maxwell, Lefever et Jenkins, 1965; Gilbert *et al.*, 1967). On peut affirmer que les chercheurs ont pu utiliser la résistance et le contrôle des insectes en amélioration des plantes sans une connaissance complète des facteurs responsables de cette résistance.

RÉSISTANCE ET PSEUDO RÉSISTANCE

Dans son travail de création de variétés résistantes aux attaques des insectes, le chercheur doit garder à l'esprit un phénomène lié à la résistance, faute de quoi il compromettra ses chances d'identifier des germplasms résistants. Ce phénomène est la pseudo résistance: c'est une résistance apparente, résultat de caractères transitoires chez des plantes hôtes, potentiellement sensibles. On peut en distinguer trois types: la dérobade de l'hôte, la résistance induite et l'évasion.

Dérobade de l'hôte

A n'importe quel moment, une plante hôte peut passer au travers des stades les plus sensibles rapidement ou à un moment où le nombre d'insectes est réduit. Dans de telles circonstances, l'hôte peut paraître résistant. Le semis à une époque où la population d'insectes est importante ou le recours à l'infestation artificielle permettront de vérifier si la variété est sensible ou résistante.

Résistance induite

Ce terme est utilisé pour désigner une augmentation temporaire de la résistance, conséquence d'une amélioration artificielle des conditions dans lesquelles les plantes sont cultivées (changement de la quantité d'eau disponible ou de la fertilité du sol). Bien que cette résistance induite puisse être utile en horticulture, elle ne doit pas être confondue

avec les différences de résistance qui existent entre les variétés ou les plantes.

Echappement à l'infestation

Même sous de très forts niveaux d'infestation, la distribution des insectes dans un champ n'est pas uniforme. Certaines plantes peuvent alors, en raison d'une infestation plus légère, présenter moins de dégâts que la moyenne de la culture. Ainsi, une plante non infestée ou indemne au milieu d'une population sensible ne sera par forcément résistante; elle aura plus vraisemblablement échappé à l'infestation.

RÉALISATION DE PROGAMMES DE RÉSISTANCE AUX INSECTES

Les programmes de sélection pour la résistance aux insectes qui ont eu les meilleurs résultats ont répondu d'une certaine façon à plusieurs des caractéristiques suivantes:

Personnel

Ayant à l'esprit que le produit final doit être une variété résistante aux insectes avec des caractéristiques agronomiques supérieures en termes de rendement potentiel, résistance aux maladies, résistance à la verse, maturité appropriée, etc., la recherche de plantes hôtes résistantes doit être menée par une équipe multidisciplinaire où chaque membre aura une vision claire de ses responsabilités. L'équipe doit être constituée de sélectionneurs, entomologistes, agronomes, pathologistes, physiologistes, etc.

Les chances d'atteindre le but fixé dépendront essentiellement du degré d'interaction et de coopération entre les différents spécialistes qui constituent l'équipe.

Plante hôte

La connaissance de la plante hôte en termes de besoins nutritionnels, en eau, lumière et espace, de physiologie de la plante, périodes critiques, symptômes de stress etc., permettra à l'équipe de recherche de mener à terme une culture sans déficiences ni stress, qui pourraient masquer les réactions réelles des variétés en cours d'évaluation. Des plantes saines et bien nourries permettront de faire la différence entre individus ou familles sensibles ou résistants. Des essais aux champs bien conduits augmenteront les chances de développer des germplasms résistants.

Biologie des insectes

Une connaissance générale de la biologie d'un insecte telle que le taux de ponte, la durée des différents stades de développement et la durée de vie de l'adulte, est nécessaire pour distinguer la résistance génétique vraie de la pseudo résistance. De plus, une connaissance détaillée de la biologie de l'insecte, y compris son comportement alimentaire, permettra l'identification des mécanismes responsables de la résistance d'une variété observée aux champs ou en serre.

Le succès de l'élevage d'insectes sur milieu artificiel ou sur l'hôte naturel, requiert une bonne connaissance de la biologie de l'insecte, des conditions optimales de son développement et de ses préférences en termes d'alimentation, de ponte et d'abris.

Ressources génétiques

Les chances d'identifier des sources de résistance aux attaques d'insectes dépendent du volume de germplasms évalué en conditions contrôlées. Bien qu'il y ait une très grande diversité génétique chez le maïs, le nombre de génotypes identifiés comme source possible de résistance aux insectes économiquement importants est limité. Aussi la recherche de génotypes résistants doit-elle être conduite d'une façon séquentielle et systématique en commençant par l'évaluation des germplasms élites, à haut rendement, bien adaptés aux conditions agronomiques. Si aucune source de résistance n'est trouvée dans ces germplasms, d'autres matériels moins améliorés devront alors être évalués (variétés locales ou *criollos*, banque de collections, germplasms d'autres programmes ou même variétés non adaptées).

Si le chercheur ne trouve toujours pas de sources de résistance, il devra alors évaluer des cultivars d'espèces apparentées [par exemple le téosinte (*Zea mexicana*) et *Tripsacum*]. Il existe un grand nombre de sources de germplasms auxquelles on peut avoir accès pour obtenir des variétés susceptibles d'être résistantes. Parmi celles-ci on peut citer: (i) les banques de germplasms (par exemple: le CIMMYT, Mexique; EMBRAPA, Brésil; La Molina, Pérou; Tulio Ospina, Colombie et Pergamino, Argentine); (ii) les matériels génétiques des programmes nationaux; et (iii) les champs des agriculteurs (variétés locales).

Populations d'insectes

Aucune variété ne peut être reconnue comme résistante ou sensible avant d'avoir été soumise, à un stade adéquat du développement de la plante, à l'insecte approprié. Une infestation réussie est celle qui donne la différence maximum entre génotypes sensibles et résistants. Ceci veut dire que, dans la plupart des cas, les populations d'insectes doivent être utilisées au bon moment et avec une intensité d'infestation permettant d'identifier la réaction véritable du germplasm à l'attaque de l'insecte. Un niveau très bas d'infestation ne permet pas d'identifier les variétés sensibles: tous les génotypes semblent résistants. Par contre, à un niveau d'infestation très élevé, très peu de variétés, si tant est qu'il y en ait, paraîtront résistantes; la plupart seront classées sensibles et les génotypes moyennement résistants ne seront pas identifiés. Ceci entraînera une perte inutile de germplasm précieux, potentiellement résistant.

Pour évaluer la réponse des germplasms aux attaques d'insectes, les chercheurs peuvent soit utiliser les populations d'insectes naturelles existant aux champs, soit élever des insectes en laboratoire ou en serre et infester artificiellement le matériel à évaluer. Les deux systèmes présentent des avantages et des inconvénients qui doivent être considérés avant de choisir une méthode.

Infestation naturelle aux champs

L'utilisation de l'infestation naturelle aux champs pour évaluer les germplasms de maïs présente certains inconvénients:

- La distribution de l'infestation aux champs n'est pas uniforme: certaines parties du champ auront beaucoup d'insectes et d'autres peu (Elias, 1970). Ceci favorise la possibilité que des individus sensibles échappent à l'infestation et paraissent résistants.
- La densité de population des insectes dans la nature n'est pas uniforme d'une année sur l'autre. Certaines années la population est très importante, d'autres années elle est très faible, et même parfois négligeable. Le progrès pour la sélection de la résistance sera alors très lent du fait de l'absence de critères de sélection durant un certain nombre d'années, beaucoup de génotypes sensibles seront alors conservés pour le cycle suivant de sélection.
- La synchronisation entre la présence des insectes ravageurs et le stade le plus favorable à l'infestation de la plante hôte est essentielle pour l'identification des génotypes résistants. L'utilisation de l'infestation naturelle ne permet pas toujours une bonne synchronisation.

Toutefois, l'utilisation de populations naturelles d'insectes aux champs présente quelques avantages:

- L'absence de coût: tout ce que le chercheur doit faire est de semer le matériel à évaluer au bon moment.
- Un nombre important de génotypes peut ainsi être évalué. En conditions naturelles, les populations d'insectes se propagent généralement sur des surfaces géographiques importantes. La disponibilité en insectes n'est

normalement pas un facteur limitant le nombre de génotypes pouvant être sélectionnés pour la résistance.

On a conçu un grand nombre de méthodes pour améliorer l'efficacité de la sélection pour la résistance aux insectes à l'aide de populations naturelles, la plus populaire d'entre elle étant celle qui utilise les cultures pièges pour accroître les populations d'insectes dans les pépinières de sélection. On a utilisé avec succès cette méthode pour la sélection de variétés de riz résistantes au foreur rayé du riz *Chilo suppressalis* (Walker) (Pathak et Saxena, 1980), de variétés de manioc résistantes aux mouches blanches *Aleurotrachelus* spp. (Bellotti et Kawano, 1980), de variétés de sorgho résistantes à la mouche des pousses *Atherigona varia soccata* (Rondani) (Teetes, 1980), de variétés de luzerne résistantes à *Philaenus spumarius* (Linnaeus) (Nielson et Lehman, 1980), de variétés de coton résistantes à *Lygus lineolaris* (de Beauvois) (Niles, 1980) et de variétés de maïs résistantes aux chrysomèles *Diabrotica* spp. (Ortman, Branson et Gerloff, 1974). La méthode consiste à: (i) semer à l'avance des lignes d'un hôte sensible soit de la même espèce, soit d'une espèce différente, permettant ainsi une augmentation de la population de l'insecte dans cette culture piège; (ii) attendre que la plante hôte qui doit être sélectionnée pour la résistance atteigne le stade approprié de développement; (iii) couper ensuite les plantes des lignes pièges pour forcer les insectes à migrer vers les plantes hôtes. Dans le cas des chrysomèles du maïs, la culture piège est semée tard dans l'année pour stimuler la ponte des adultes. On sèmera le matériel à évaluer dans le même champ au printemps suivant.

Infestation artificielle

Cette technique nécessite l'élevage des insectes en grande quantité soit sur milieu artificiel, soit sur la plante hôte ou sur quelque hôte alternatif. L'élevage permet d'avoir suffisamment d'insectes au bon moment pour pouvoir les utiliser pour infester artificiellement les plantes hôtes avec le nombre approprié d'insectes par plante et au stade de développement adéquat pour l'insecte et la plante. L'infestation artificielle à partir de l'élevage d'insectes en grande quantité présente plusieurs avantages et quelques inconvénients:

- Les insectes sont disponibles au bon moment et en nombre suffisant.
- L'infestation artificielle peut être avancée ou retardée suivant le stade de développement de la plante hôte. Ceci peut être fait en agissant sur les conditions d'élevage de l'insecte (température et humidité) en laboratoire (Sen, Davis et Williams, 1987).
- Le niveau d'infestation (nombre d'insectes par plante) peut être modifié à volonté pour répondre aux besoins du projet de recherche.
- Les probabilités d'identifier les génotypes résistants sont élevées.
- L'élevage nécessite des équipements en laboratoires ou serres avec des chambres pour la culture et la ponte avec contrôle de la température et de l'humidité. Cet ensemble d'équipements et de fournitures fait que l'élevage des insectes en grande quantité est une entreprise onéreuse.
- L'élevage demande une quantité importante de main-d'œuvre pour réaliser l'infestation artificielle aux champs.
- Il existe un risque de créer en laboratoire des lignées d'insectes qui ne répondront pas aux mêmes critères de sélection que les populations naturelles aux champs.

Techniques d'évaluation

Techniques d'Infestation

Idéalement, le germplasm à sélectionner pour sa réaction aux attaques d'insectes doit être infesté au stade de développement approprié de la plante par un nombre uniforme

d'insectes. Pour répondre à ces besoins on a conçu des méthodes d'infestation artificielle rapides, sures et économiques. Patch et Pierce (1933) préparèrent le premier rapport concernant l'infestation artificielle du maïs à l'aide d'œufs de pyrale. En 1942, Blanchard, Satterthwait et Snelling signalèrent les résultats de l'infestation d'épis de maïs par des larves de vers de l'épi. Il y a encore quelques années, l'infestation des plantes se réalisait manuellement en piquant des masses d'œufs de pyrales sur celles-ci et en plaçant des larves de ver de l'épi sur les soies à l'aide d'un pinceau. Au fil des ans, on a amélioré les techniques pour les rendre plus rapides et plus efficaces.

Dans le cas du ver de l'épi le pinceau a été remplacé par une pompe à pression qui distribue sur les soies de maïs des œufs en suspension dans de l'agar-agar (Wiseman, Widstrom et McMillian, 1974). Pour la pyrale, au lieu de piquer des masses d'œufs, on place les larves sur la partie convenable de la plante (le verticille pour la première génération et la gaine foliaire pour la deuxième génération de foreurs) mélangées avec de la rafle broyée en utilisant un distributeur de larve (*bazooka*) (Davis et Williams, 1980). Le CIMMYT utilise la même technique d'infestation pour les espèces tropicales et subtropicales de foreurs, telles que le foreur américain de la canne à sucre *Diatraea saccharalis* (Fabricius), la grande chenille mineuse du maïs *Diatraea grandiosella* (Dyar) et la noctuelle américaine du maïs *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) et en Asie et dans le Sud-Est asiatique deux espèces de foreurs du maïs: le foreur tacheté de la tige de sorgho *Chilo partellus* (Swinhoe) et le foreur oriental ou asiatique *Ostrinia furnacalis* (Guenee).

Echelle de notation des dégâts

A la suite des infestations naturelles ou artificielles d'insectes, les plantes présentent un certain niveau de dégâts lié soit à la sévérité de l'infestation, soit à la résistance ou la sensibilité de chaque plante aux attaques d'insectes, ou encore aux deux à la fois.

Pour différencier les génotypes sensibles et résistants il est nécessaire de: (i) maintenir le niveau d'infestation aussi uniforme que possible (théoriquement chaque plante devrait être infestée avec le même nombre d'insectes); et (ii) noter chaque plante ou famille en utilisant une échelle numérique préétablie, qui doit correspondre au niveau de dégât présenté par les plantes.

Pour les insectes qui se nourrissent de feuilles, tels que la noctuelle américaine du maïs et la première génération de pyrale, on a conçu une échelle de dégâts de 1 à 9 qui tient compte de la taille et du nombre de lésions (trous) faites par la larve sur les feuilles de maïs (Guthrie, Dicke et Neiswander, 1960; Davis, Scott et Henderson, 1973).

Pour le ver de l'épi, Widstrom (1967) a mis au point une échelle des dégâts en centimètres. Cette échelle prend en considération le nombre de centimètres de dégâts de la larve à partir du sommet de l'épi. Pour la deuxième génération du foreur américain de la canne à sucre et pour le foreur oriental ou la deuxième génération de pyrale qui se nourrissent sur les gaines foliaires et les stipules, le pollen, les panicules et les épis en cours de formation avant de creuser dans les tiges où ils font de vastes tunnels, on a utilisé pendant de nombreuses années une échelle des dégâts qui tenait compte du nombre et de la longueur des galeries creusées (Gurthie, Russell et Jennings, 1971).

Toutefois, la dissection des plantes et le comptage des cavités prend beaucoup de temps. Aussi, profitant du fait que la seconde génération de larves se nourrit, surtout pendant les quatre à six premières semaines de son développement, de la gaine foliaire pour pénétrer ensuite dans la tige, Guthrie et Barry (1989) mirent-ils au point une nouvelle échelle pour la sélection à la deuxième génération de pyrale, variant de 1 à 9 et facile à utiliser, basée sur les dégâts sur la gaine.

Méthodes de sélection

Les méthodes de sélection utilisées pour le développement et l'amélioration de variétés résistantes aux attaques d'insectes dépendent de plusieurs facteurs: (i) l'hérédité de la résistance: les méthodes de sélection seront différentes si la résistance est polygénique, si elle est conditionnée par quelques gènes ou si elle est monogénique. Il sera nécessaire d'apporter quelques adaptations à ces méthodes selon que le gène de résistance est dominant ou récessif. De plus, quelques ajustements seront nécessaires en présence de gènes modificateurs ayant une action sur le niveau de résistance. Les deuxième et troisième facteurs sont: (ii) le type de germplasms à développer (les méthodes de sélection seront différentes selon que le produit final sera une variété en pollinisation libre ou un hybride); et (iii) le nombre d'espèces d'insectes auquel les variétés ont besoin d'être résistantes. Dans la plupart des cas étudiés, on a trouvé que l'hérédité de la résistance aux attaques d'insectes est un caractère polygénique ou conditionné par un petit nombre de gènes majeurs et par un certain nombre de gènes modificateurs.

On a réalisé des programmes de sélection pour la création de variétés de maïs résistantes à un certain nombre d'insectes dont:

- Le ver de l'épi, *Helicoverpa zea* Boddie;
- La pyrale, *Ostrinia nubilalis* (Hubner);
- La noctuelle américaine du maïs, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith);
- Le foreur oriental ou asiatique du maïs, *Ostrinia furnacalis* (Guenee);
- La grande chenille mineuse du maïs, *Diatraea grandiosella* Dyar;
- Le foreur tacheté de la tige de sorgho, *Chilo partellus* (Swinhoe);
- Le foreur rose africain, *Sesamis calamistis* Hmps;
- Le foreur africain des tiges de maïs ou de sorgho, *Busseola fusca* (Fuller);
- La teigne des céréales, *Sitotroga cerealella* (Oliver);
- Le charançon du maïs, *Sitophilus zeamais* Mot.;
- Le foreur rose des tiges, *Sesamia inferens* (Walker).

On a utilisé les méthodes de sélection suivantes:

- Lit, Adalla et Lantin (1989) employèrent la sélection récurrente de familles de demi-frères pour le développement et l'amélioration de *CBRI*, population résistante au foreur oriental ou asiatique du maïs;
- Sharma (1989) réalisa un programme de sélection récurrente de familles de pleins frères pour le développement et l'amélioration des populations *D1*, *D743*, *Syn P200 x Kisan* et *Bihar précoce x Antigua Gr.1*, résistantes à *Chilo partellus*.
- Smith, Mihm et Jewell (1989) au CIMMYT utilisèrent une méthode de sélection récurrente de familles de pleins frères et demi-frères S1 pour le développement et l'amélioration d'une population résistante à de multiples foreurs.
- Widstrom *et al.* (1984) utilisèrent un schéma de sélection récurrente S1 demi-frères pour le développement et l'amélioration de la population *FAW-CC*, tolérante à la noctuelle américaine du maïs.
- Gracen (1989) utilisa les rétro-croisements (*back-crosses*) pour introgresser les gènes de résistance du composite *Cornell* (pyrale) dans les lignées élites *Mo17*, *A619*, *B37*, *A632* et *W182BN*. Après six rétro-croisements, ils récupérèrent les bons caractères agronomiques avec la résistance à la pyrale.
- Widstrom (1989) utilisa la sélection récurrente réciproque pour développer les populations *MWSA* et *MWSB*, tolérantes aux dégâts des grains causés par le charançon du maïs. Il utilisa le même schéma pour l'amélioration des populations hétérotiques *DDSynA* et *DDSynB* résistantes au ver de l'épi.
- Tomasino *et al.* (1995) produisirent, par incorporation du gène *Bt* dans des variétés de maïs en utilisant des techniques d'ingénierie génétique, des individus

transgéniques capables de produire les toxines de *Bt* qui les rendent résistants à la pyrale. All *et al.* (1994) firent de même pour la résistance au ver de l'épi.

RÉCENTS DÉVELOPPEMENTS DE LA SÉLECTION POUR LA RÉSISTANCE AUX INSECTES

Malgré l'existence et la connaissance des mécanismes génétiques de la résistance/tolérance aux insectes du maïs[1], les progrès dans la sélection des plantes hôtes pour la résistance aux insectes ont été plus lents que ceux pour la résistance aux maladies. La sélection pour la résistance aux insectes est difficile en raison de la nature polyphage et de l'agressivité alimentaire des insectes. De plus, jusqu'aux années 70, la plupart des travaux de sélection étaient menés en conditions d'infestation naturelle ou artificielle à partir d'œufs. Les techniques simples d'élevage de grandes quantités d'insectes des maïs tropicaux et subtropicaux, qui permettent des applications uniformes de larves aux plantules au bon stade et une notation uniforme des dégâts, ont considérablement amélioré la vitesse et la fiabilité (répétitivité) de la sélection pour la résistance aux insectes durant les deux dernières décennies [Ampofo et Saxena, 1989 (FTS); Barrow, 1989 (FAfM); Bosque-Perez *et al.*, 1989 (FRT et FAfCS); Davis, 1997 (NAmM et GCMM); Davis et Williams, 1997 (GCMM); Davis, Williams et Wiseman, 1989 (NAmM et GCMM); Kumar et Mihm, 1997 (FAmCS et GCMM); Maredia et Mihm, 1991 (GCMM); Mihm, 1983 (FAmCS et GCMM); Mihm, 1985, 1989a, 1989b (FAmCS, CE, NamM et GCMM); Wiseman, 1989 (CE)].

Les comptes-rendus de deux symposiums internationaux, qui se sont tenus au CIMMYT en 1987 et 1994, couvrent une grande partie des travaux menés sur l'élevage des insectes, les infestations et la sélection pour la résistance du maïs aux insectes tropicaux et subtropicaux. Les travaux du CIMMYT aboutirent à la création de quelques populations, lignées et combinaisons hybrides de maïs exceptionnelles (CIMMYT, 1989; Mihm, 1997). Toutefois, Ramanujam *et al.*, (1996) signalèrent la création réussie de lignées de maïs tropicales et subtropicales à haut rendement, sélectionnées sous infestations naturelles; ces lignées avaient des notes de dégâts sur feuilles comparables aux témoins sélectionnés sous infestations artificielles.

Le nombre de sources de résistance aux insectes du maïs est assez limité. Sullivan, Gracen et Ortega (1974) signalèrent qu'un germplasm de l'île caribéenne d'Antigua introduit dans la pépinière de résistance aux insectes et maladies du CIMMYT, avait un haut niveau de résistance à la première et à la deuxième génération de la pyrale. Les variétés locales d'Antigua ont été largement utilisées comme principale source de résistance aux foreurs du maïs dans la plupart des programmes de résistance aux insectes. Par chance, le germplasm d'Antigua s'est montré résistant à tous les foreurs du maïs. Le CIMMYT au Mexique, l'université de Cornell (Ithaca) et l'université de l'Etat du Mississipi (Jackson) aux Etats-Unis et l'IITA à Ibadan au Nigeria sont parmi les principales institutions impliquées dans la sélection des populations, lignées et hybrides de maïs présentant des résistances fiables aux insectes. Le criblage de l'essai international pour la résistance aux lépidoptères de l'université de l'Etat du Mississipi, réalisé dans les stations du CIMMYT au Mexique, a montré que quelques hybrides issus de

[1] Les insectes tropicaux et subtropicaux couverts dans cette section et leurs abréviations sont les suivants: *Busseola fusca* – foreur africain des tiges de maïs et de sorgho (FAfM), *Chilo partellus* – foreur tacheté de la tige de sorgho (FTS), *Diatraea grandiosella* – grande chenille mineuse du maïs (GCMM), *Diatraea saccharalis* – foreur américain de la canne à sucre (FAmCS)), *Eldana saccharina* – foreur africain de la canne à sucre (FAfCS), *Heliothis zea* – chenille de l'épi (CE), *Ostrinia nubialis* – pyrale (Pyr), *Sesamia* spp. – foreurs roses de la tige (FRT), *Spodoptera frugiperla* – noctuelle américaine du maïs (NAmM).

germplasms caribéens étaient résistants à plusieurs foreurs du maïs (CIMMYT, 1986; Smith, Mihm et Jewell, 1989). Bien sûr, des maïs avec des résistances multiples à une gamme d'insectes ravageurs dominants dans une région seraient beaucoup plus utiles qu'une variété ayant une résistance limitée à un ou deux insectes. Le CIMMYT a créé deux populations avec une résistance multiple, la population subtropicale 590 avec résistance multiple aux foreurs (*MBR 590*) et la population tropicale 390 avec résistance multiple aux foreurs (*MIRT 390*), et une série de lignées *CML* issues de ces populations (Mihm, 1985; Benson, 1986; Smith, Mihm et Jewell, 1989). La résistance aux foreurs est polygénique, l'action génique est principalement additive et largement attribuable aux effets de l'aptitude générale à la combinaison; elle devrait donc être relativement facile à utiliser aussi bien pour le développement de variétés en pollinisation libre que pour celui d'hybrides (Smith, Mihm et Jewell, 1989; Thome, Smith et Mihm, 1992, 1994).

On a utilisé avec succés une variété locale du Mexique, *Zapalote chico*, comme source de résistance à un autre ravageur économiquement important, la chenille de l'épi (CE). Byrne *et al.* (1998), Mihm (1989b), Snook *et al.* (1993, 1997), Widstrom (1989), Wiseman (1989, 1997) et, Wiseman et Bondari (1995) ont décrit les mécanismes biochimiques et génétiques de la résistance à CE, les techniques d'élevage en grande quantité et d'infestation des soies de maïs ainsi que le criblage pour la résistance à la chenille de l'épi. La maysine (C- glycosylflavone) des soies de maïs inhibe la croissance de CE; elle a d'abord été identifiée comme facteur de résistance à cet insecte dans les soies de *Zapalote chico*. Snook *et al.* (1993) signalèrent que l'on trouve de fortes concentrations de maysine dans un certain nombre de populations et de lignées de maïs.

On a réalisé, au cours de ces dernières années, des progrès importants dans la compréhension du mécanisme de la résistance aux ravageurs des grains de maïs en cours de stockage et dans le criblage et la sélection pour la résistance. Arnason *et al.* (1997), Classen *et al.* (1990), Horber (1989), Serratos *et al.* (1997) et Wright, Mills et Willcutts (1989) décrivirent la méthodologie pour l'élevage des insectes, le criblage pour la résistance et les mécanismes biochimiques et génétiques responsables de la résistance aux ravageurs des grains en cours de stockage. On a observé une variabilité considérable pour la résistance aux insectes de stockage parmi les populations de maïs. Le contenu en acide phénolique des grains est trés positivement corrélé avec la résistance aux insectes. Il est lié à la dureté du grain qui peut être associé à la contribution des diméres phénoliques à la rigidité des parois cellulaires. Arnason *et al.* (1997) détectérent des acides aminés phénoliques ayant des effets toxiques sur les insectes dans la couche d'aleurone du grain. Serratos *et al.* (1997) évaluérent les paramétres génétiques associés à l'expression de la concentration en acide phénolique du grain. Ces évaluations étaient hautement significatives et corrélées négativement avec les paramètres d'évaluation de la sensibilité.

Sélection assistée par marqueurs pour la résistance aux insectes

Nous décrivons l'importance de la sélection assistée par marqueurs (SAM) pour les caractères complexes dans le chapitre «Utilisation d'outils spéciaux pour la sélection du maïs». Le principal avantage de la SAM pour la résistance aux insectes est qu'elle peut permettre d'éviter d'avoir à créer des conditions de stress, souvent peu fiables, imprévisibles et onéreuses, dans la pépinière. Une fois les QTL (locus de caractéres quantitatifs) identifiés pour la résistance aux insectes, il devrait être possible de sélectionner les génotypes présentant cette résistance en laboratoire. On pourrait alors confirmer l'efficacité de la résistance obtenue par la SAM en infestation naturelle ou artificielle

aux champs. Schon *et al.* (1993) préparèrent la carte et caractérisèrent les QTL responsables de la résistance à la deuxième génération de pyrale. Au CIMMYT, Hoisington *et al.* (1996) et Khairallah *et al.* (1997) identifièrent les QTL et les régions des chromosomes impliqués dans la résistance au GCMM et FAmCS. Quelques QTL contribuaient à la résistance aux deux insectes. La plupart des QTL présentaient des effets additifs et dominants. On peut utiliser les marqueurs liés pour transférer les segments d'ADN spécifiques des lignées résistantes aux lignées sensibles. L'utilisation des marqueurs dans les programmes d'amélioration des populations peut permettre de sélectionner des modifications des allèles des QTL pour la résistance aux insectes.

Maïs transformé pour la résistance aux insectes

Auparavant, les efforts de sélection pour la résistance aux insectes se limitaient à utiliser la variabilité génétique existante à l'intérieur du génome du maïs. L'ingénierie génétique fournit maintenant un mécanisme qui permet d'introduire directement dans le génome du maïs des gènes exotiques provenant d'espèces et d'organismes non apparentés, sans passer par la voie sexuelle de l'hybridation. Nous décrivons dans le chapitre «Utilisation d'outils spéciaux pour la sélection du maïs» l'utilisation des outils spéciaux d'ingénierie génétique et de biotechnologie ainsi que les procédures correspondantes pour la transformation du maïs. Les transformations réussies pour la résistance aux insectes sont, basées sur l'introduction du gène de la toxine *Bt* de *Bacillus thurigiensis*, une bactérie se rencontrant communément et qui produit une variété d'endotoxines toxiques pour un grand nombre d'espèces d'insectes, y compris plusieurs foreurs du maïs. Ces toxines sont appelées protéines «Cry» et sont encodées par le gène *Bt* chez la bactérie. Le gène *Bt* produit une gamme de toxines, chacune ayant un champ de toxicité adapté à des insectes spécifiques. Même avant le développement des techniques de transformation du maïs, les protéines Cry de *Bt*, utilisées sous forme de bactéries entières, étaient l'insecticide microbien qui connut le plus de succès (Gould, 1997).

Le développement des techniques pour la production de plantes transgéniques est assez avancé pour les maïs tempérés; l'utilisation des gènes *Bt* comme source de résistance aux insectes s'est déjà avérée être un succès. Plusieurs sociétés privées aux Etats-Unis et en Europe réalisent la plupart de leur travail de transformation du maïs tempéré avec *Bt*. Hunter (1993) signala la réalisation de tests aux champs à grande échelle, d'hybrides tempérés de maïs transgéniques. Koziel *et al.* (1993) mentionnèrent que le maïs transgénique contenant le gène *CryIA(b)*, actif contre la pyrale, présentait dans les tests aux champs une bonne résistance générale à d'autres foreurs. Williams *et al.* (1997) testèrent aux champs des maïs hybrides transgéniques produisant des protéines insecticides de *Bt* var. *kurstaki* pour la résistance à NamM et GCMM. Les dégâts foliaires des hybrides transgéniques furent significativement moins importants que ceux des hybrides conventionnels utilisés comme témoins. Le haut niveau de résistance à NamM et la quasi-immunité à GCMM étaient les plus forts niveaux de résistance jamais signalés pour ces insectes. En 1996, on sema aux Etats-Unis 200 000 ha de maïs transgéniques hybrides. En 1997 les surfaces étaient passées à plus de 1,6 millions ha (NGGA, 1998).

Le CIMMYT au Mexique a identifié des lignées de maïs tropicaux qui ont fait l'objet de culture *in vitro* pour leur transformation en maïs transgéniques (Bohorova *et al.*, 1995; CIMMYT, 1996). Ce centre international utilise *CryIA* ainsi que d'autres protéines de *Bt* pour s'attaquer à d'autres insectes et augmenter ainsi la résistance des germplasms aux principaux insectes ravageurs. Les lignées tropicales de maïs qui peuvent être régénérées *in vitro* sont transformées

en utilisant les approches biolistiques et l'infestation par *agrobacterium* (CIMMYT, 1996). Une autre approche du CIMMYT consiste à se procurer des lignées transgéniques du secteur privé et à les croiser avec des lignées résistantes issues de programmes conventionnels. Willcox et Bergvinson (1997) étudièrent les dégâts sur feuilles causés par GCMM, FAmCS et NamM sur trois hybrides: un hybride transgénique entre une lignée du CIMMYT et une lignée *Bt* avec *CryIA(b)*, un hybride composé de deux lignées conventionnelles résistantes du CIMMYT et un hybride sensible. Le niveau de résistance de l'hybride transgénique, noté à partir des dégâts foliaires et de la survie des larves, se montra supérieur pour GCMM et FAmCS. *CryIA(b)* ne présentant pas de toxicité pour NamM, l'hybride conventionnel du CIMMYT présenta un niveau de résistance à cet insecte supérieur.

L'inquiétude majeure avec les maïs transgéniques est que la résistance aux insectes, basée sur un seul gène *Bt* exotique, puisse ne pas durer longtemps et disparaître facilement. Une meilleure démarche serait de combiner la résistance aux insectes développée par sélection récurrente, dans un programme conventionnel avec une approche transgénique, en insérant des gènes additionnels de résistance dans les lignées conventionnelles. L'utilisation d'organismes génétiquement modifiés et de semences et plants transgéniques présente quelques risques. Il existe un consensus général sur la nécessité de prescrire des réglementations de sécurité en matière de biotechnologie pour le développement, le testage et la culture des plantes transgéniques. En l'absence d'un protocole de sécurité accepté au niveau international, les pays doivent développer et appliquer leurs propres réglementations individuellement (Shantharam, Raman et Parida, 1997).

BIBLIOGRAPHIE

All, J.N., Stancil, J.D., Johnson, T.B. & Gouger, R. 1994. A genetically-modified *Bacillus thuringiensis* product effective for control of the fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae) on corn. *Fl. Entomol.*, 77(4): 437-440.

Ampofo, J.K.O. & Saxena, K.N. 1989. Screening methodologies for maize resistance to *Chilo partellus* (Lepidoptera: Pyrelidae). In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World. Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 170-177. Mexico, DF, CIMMYT.

Arnason, J.T., Conilh de Beyssac, B., Philogene, B.J.R., Bergvinson, D., Serratos, J.A. & Mihm, J.A. 1997. Mechanisms of resistance in maize to the maize weevil and the larger grain borer. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 91-95. Mexico, DF, CIMMYT.

Barrow, M. 1989. Screening and breeding for resistance to *Busseola fusca*. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World. Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 184-191. Mexico, DF, CIMMYT.

Bellotti, A. & Kawano, K. 1980. Breeding approaches in Cassava. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects*, p. 313-335. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Benson, D. 1986. Evaluation of stalk borer resistance mechanisms and the development of a population for multiple stalk borer resistance in maize *Zea mays* L. Ithaca, NY, USA, Cornell University. (Ph.D. dissertation)

Blanchard, R.A., Satterthwait, A.F. & Snelling, R.O. 1942. Manual infestation of corn strains as a method of determining differential earworm reactions. *J. Econ. Entomol.*, 35: 508-511.

Bohorova, N.E., Luna, B., Brito, R.M., Huerta, L.D. & Hoisington, D.A. 1995. Regeneration potential of tropical,

subtropical, midaltitude, and highland maize inbreds. *Maydica*, 40: 275-281.

Bosque-Pérez, N.A., Mareck, J.H., Dabrowski, Z.T., Everett, L., Kim, S.K. & Efron, Y. 1989. Screening and breeding maize for resistance to *Sesamia calamistis* and *Eldana saccharina*. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World. Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 163-169. Mexico, DF, CIMMYT.

Byrne, P.F., McMullen, M.D., Wiseman, B.R., Snook, M.E., Musket, T.A., Theuri, J.M., Widstrom, N.W. & Coe, E.H. 1998. Maize silk maysin concentration and corn earworm antibiosis: QTL and genetic mechanism. *Crop Sci.*, 38: 461-471.

CIMMYT. 1986. *CIMMYT research highlights 1985*. Mexico, DF.

CIMMYT. 1989. *Towards Insect Resistance Maize for the Third World. Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*. Mexico, DF.

CIMMYT. 1994. *CIMMYT 1993/94 world maize facts and trends. Maize seed industries, revisited. Emerging roles of the public and private sectors*. Mexico, DF.

CIMMYT. 1996. *CIMMYT in 1995 to 1996. The next 30 years*. Mexico, DF.

Classen, D., Arnason, J.T., Serratos, J.A., Lambert, J.D.H., Nozzolillo, C. & Philogene, B.J.R. 1990. Correlations of phenolic acid content of maize grain to resistance to *Sitophilus zeamais* in CIMMYT's collections. *J. Chem. Ecol.*, 16: 301-315.

Davis, F.M. 1997. Improved technologies for rearing Lepidopterous pests for plant resistance research. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 184-188. Mexico, DF, CIMMYT.

Davis, F.M., Scott, G.E. & Henderson, C.A. 1973. Southwestern corn borer: preliminary screening of corn genotypes for resistance. *J. Econ. Entomol.*, 66: 503-506.

Davis, F.M., Sen, S.N. & Williams, W.P. 1989. Mechanisms of resistance in corn to leaf feeding by southwestern corn borer and European corn borer (Lipidoptera: Phyralidae). *J. Econ. Entomol.*, 82: 919-922.

Davis, F.M. & Williams, W.P. 1980. Southwestern corn borer: comparison of techniques for infesting corn for plant resistance studies. *J. Econ. Entomol.*, 73(5): 704-706.

Davis, F.M. & Williams, W.P. 1997. A new technique for evaluating southwestern corn borer damage to post-anthesis maize. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 189-194. Mexico, DF, CIMMYT.

Davis, F.M., Williams, W.P. & Wiseman, B.R. 1989. Methods used in screening and determining mechanisms of resistance to the southwestern corn borer and fall armyworm. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*. Mexico, DF, CIMMYT.

Elías, L.A. 1970. Maize resistance to stalk borers. *Zeadiatraea box* and *Diatraea guilding* (Lepidoptera: Pyralidae) at five localities in Mexico. Manhattan, KS, USA, Kansas State University. (Ph.D. dissertation)

Felkl, G., Tuluan, E.J., Lorenzana, O.T., Rendón, V.Y. & Fajardo, A.A. 1991. Establishment of *Trichograma evanescens* Westw. in two corn growing areas in the Philippines. *Collogues de l'INRA*, 56: 191-195.

Gilbert, B.L., Baker, J.E. & Norris, P.M. 1967. Juglone (5-hydroxy-1,4-naphthoquinone) from *Casya vata*, a deterrent to feeding by *Scolytus multistriatus*. *J. Insect Physiol.*, 13: 1453-1459.

Gould, F. 1997. Integrating pesticidal engineered crops into Mesoamerican agriculture. *In* A.J. Hruska & M.L. Pavon, eds. *Transgenic plants – Bacillus thuringiensis in Mesoamerican agriculture*, p. 6-36. Zamorano, Honduras, Zamorano Academic Press.

Graeen, E.V. 1989. Breeding for resistance to European corn borer. In *CIMMYT 1989. Toward Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 203-206. Mexico, DF, CIMMYT.

Guthrie, W.D. & Barry, B.D. 1989. Methodologies used for screening and determining resistance in maize to the European corn borer. In *CIMMYT 1989. Toward Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Symp. Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects.* Mexico, DF, CIMMYT.

Guthrie, W.D., Dicke, F.F. & Nelswander, D.R. 1960. *Leaf and sheath feeding resistance to the European corn borer in eight inbred lines of dent corn.* Ohio Agric. Exp. Sta. Res. Bull. 860.

Guthrie, W.D. & Stringfield, G.H. 1961. The recovery of genes controlling corn borer resistance in a backcrossing program. *J. Econ Entomol.*, 54: 267-270.

Guthrie, W.D., Russell, W.A. & Jennings, C.W. 1971. Resistance of maize to second-brood European corn borers. In *Proc. 26th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, p. 165-179.

Hoisington, D., Jiang, C., Khairallah, M., Ribaut, J.M., Bohn, M., Willcox, M. & González de León, D. 1996. Prospects for marker assisted selection of complex traits in maize. *Vortr. Pflanzenzüchtg*, 33: 50-56.

Horber, E. 1989. Methods to detect and evaluate resistance in maize to grain insects in the field and in storage. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 140-150. Mexico, DF, CIMMYT.

Howard, L.O. 1930. *History of applied entomology.* Smithsn. Misc. Collect. 34. 564 pp.

Hunter, R.B. 1993. The molecular biologist and the plant breeder. In *International Crop Science*, 1, p. 529-531.

Khairallah, M., Hoisington, D., González de León, D., Bohn, M., Melchinger, A., Jewell, D.C., Deutsch, J.A. & Mihm, J. 1997. Location and effect of quantitative trait loci for southwestern corn borer and sugarcane borer resistance in tropical maize. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 148-154. Mexico, DF, CIMMYT.

Klun, J.A., Tipton, C.L. & Brindley, T.A. 1967. 24-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one (DIMBOA) an active agent in the resistance of maize to the European corn borer. *J. Econ. Entomol.*, 60: 1529-1533.

Koziel, M.G., Beland, G.L., Bowman, C., Carozzi, N.B., Crenshaw, R., Crossland, L., Dawson, J., Desai, N., Hill, M., Kadwell, S., Launis, K., Lewis, K., Maddox, D., McPherson, K., Meghji, M.R., Merlin, E., Rhodes, R., Warren, G.W., Wright, M. & Evola, S. 1993. Field performance of elite transgenic maize plants expressing an insecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis. Bio/Technology*, 11: 194-200.

Kumar, H. & Mihm, J.A. 1997. Assessing damage by second-generation southwestern corn borer and sugarcane borer and development of sources of resistance in tropical and sub-tropical maize. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 195-02. Mexico, DF, CIMMYT.

Lindley, G. 1831. *A guide to the orchard and kitchen garden.* London, Longman, Rees, Orme, Brown and Green. 601 pp.

Lit, M.C., Adalla, C.B. & Lantin, M.M. 1989. Host plant resistance to the Asiatic corn borer, *Ostrinia furnacalis* in the Philippines. In *CIMMYT 1989. Toward Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects,* p. 277-280. Mexico, DF, CIMMYT.

Maredia, K.M. & Mihm, J.A. 1991. Response of resistant and susceptible maize to different infestation levels of southwestern corn *borer (Diatraea grandiosella* Dyar) in Mexico. *Trop. Pest Manage.,* 37(1): 21-25.

Maxwell, G.F. & Jennings, P.R. 1980. *Breeding plants resistant to insects.* New York, NY, USA, J. Wiley & Sons. 683 pp.

Maxwell, F.G., Lefever, H.N. & Jenkins, J.N. 1965. Blister beetles on glandless cotton. *J. Econ. Entomol.,* 58: 792-793.

Mihm, J.A. 1983. *Efficient mass rearing and infestation techniques to screen for host plant resistance to maize stem borers (Diatraea spp.).* Mexico, DF, CIMMYT.

Mihm, J.A. 1985 Breeding for host plant resistance to maize stem borers. *Insect Sci. Appl.,* 6: 369-377.

Mihm, J.A. 1989a. Mass rearing stem borers, fall armyworm and corn earworms at CIMMYT. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects,* p. 5-21. Mexico, DF, CIMMYT.

Mihm, J.A. 1989b. Evaluating maize for resistance to tropical stem borers, armyworms and earworms. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects,* p. 109-121. Mexico, DF, CIMMYT.

Mihm, J.A., ed. 1997. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.,* International Maize and Wheat Improvement Center. Mexico, DF, CIMMYT.

Mumford, E.P. 1931. Studies in certain factors affecting the resistance of plants to insect pests. *Science,* 73: 49-50.

NCGA. 1998. *The world of corn.* The National Corn Growers Association 1998 Report. St. Louis, MO, USA.

Nielson, M.W. & Lehman, W.F. 1980. Breeding approaches in Alfalfa. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects,* p. 277-311. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Niles, G.A. 1980. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects,* p. 337-369. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Ortega, A., Vasal, S.K., Mihm, J. & Hershey, C. 1980. Breeding for insect resistance in maize. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects,* p. 371-419. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Ortman, E.E., Branson, T.F. & Gerloff, E.D. 1974. Techniques, accomplishments, and future potential of host plant resistance to *Diabrotica. In* F.G. Maxwell & F.A. Harris, eds. *Proc. Summer Inst. Biol. Control Plant Insects Dis.,* p. 344-358. Jackson, MS, USA, University Press of Mississippi.

Painter, R.H. 1941. The economic value and biologic significance of plant resistance to insect attack. *J. Econ. Entomol.,* 34: 358-367.

Painter, R.H. 1951. *Insect resistance in crop plants.* New York, NY, USA, The MacMillan. 520 pp.

Patch, L.H. & Pierce, L.L. 1933. Laboratory production of clusters of European corn borer eggs for use in hand infestation of corn. *J. Econ. Entomol.,* 26: 196-204.

Pathak, M.D. & Saxena, R.C. 1980. Breeding approaches in rice. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects,* p. 421-458. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Ramanujam, S.K., Vasal, S.K., McLean, S.D., San Vicente, F.M. & Barandiaran, M. 1996. Screening of tropical maize inbred lines for fall armyworm and sugarcane borer. In *Agronomy Abstracts 1996*, Indianapolis, 3-8 Nov., p. 83. ASA.

Schon, C.C., Lee, M., Melchinger, A.E., Guthrie, W.D. & Woodman, W.L. 1993. Mapping and characterization of quantitative trait loci affecting resistance against second-generation European corn borer in maize with the aid of RFLPs. *Heredity*, 70: 648-659.

Sen, S.N., Davis, F.M. & Williams, W.P. 1987. Coordinating supplies of southwestern corn borers (Lepidoptera: Pyralidae) and fall armyworms (Lepidoptera: Noctuidae) by manipulating development time using temperature. *J. Econ. Entomol.*, 80(6): 1340-1344.

Serratos, J.A., Blanco-Labra, A., Arnason, J.T. & Mihm, J.A. 1997. Genetics of maize grain resistance to maize weevil. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 132-138. Mexico, DF, CIMMYT.

Shantharam, S., Raman, K.V. & Parida, A. 1997. Capacity building is the key to achieving appropriate biosafety protocols. *Diversity*, 13: 19-23.

Sharma, V.K. 1989. Maize insect pest problems. Present and future of host plant resistance in India. In *CIMMYT 1989. Toward Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 281-285. Mexico, DF, CIMMYT.

Smith, M.E., Mihm, J.A. & Jewell, D.C. 1989. Breeding for multiple resistance to temperate, subtropical, and tropical maize insect pests at CIMMYT. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*. p. 222-234. Mexico, DF, CIMMYT.

Snelling, R.O. 1941. Resistance of plants to insect attack. *Bot. Rev.*, 7: 543-586.

Snook, M.E., Gueldner, R.C., Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., Himmelsbach, D.S., Harwood, J.S. & Costello, C.E. 1993. Levels of maysin analogues in silks of maize germplasm. *J. Agric. Food Chem.*, 41: 1481-1485.

Snook, M.E., Wiseman, B.R., Widstrom, N.W. & Wilson, R.N. 1997. Chemicals associated with maize resistance to corn earworm and fall armyworm. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 37-45. Mexico, DF, CIMMYT.

Sullivan, S.L., Gracen, V.E. & Ortega, A. 1974. Resistance of exotic maize varieties to the European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner). *Environ. Entomol.*, 3: 718-720.

Teetes, G.L. 1980. Breeding sorghums resistant to insects. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects*, p. 457-486. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Thome, C.R., Smith, M.E. & Mihm, J.A. 1992. Leaf feeding resistance to multiple insect species in a maize diallel. *Crop Sci.*, 32: 1460-1463.

Thome, C.R., Smith, M.E. & Mihm, J.A. 1994. Yield reduction in a maize diallel under infestation with southwestern corn borer. *Crop Sci.*, 34: 1431-1435.

Tomasino, S.F., Leister, R.T., Dimock, M.B., Beach, R.M. & Kelly, J.L. 1995. Field performance of *Clavibacter* XYLI subsp. *cynodontis* expressing the insecticidal protein gene cryia (c) of *Bacillus thuringiencis* against European corn borer in field corn. *Bio. Cont.*, 5(3): 442-448.

Vander Schaaf, P., Wilbur, D.A. & Painter, R.H. 1969. Resistance of corn to

laboratory infestation of the larger rice weevil, *Sitophilus zea mais. J. Econ. Entomol.*, 62: 352-355.

Vanderzant, E.S. 1974. Development, significance and application of artificial diet for insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 139-160.

Widstrom, N.W. 1967. An evaluation of methods for measuring corn earworm injury. *J. Econ. Entomol.*, 60: 791-4.

Widstrom, N.W. 1989. Breeding methodology to increase resistance in maize to corn earworm, fall armyworm, and maize weevil. In *CIMMYT 1989. Toward Insect Resistant Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. On Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects.* Mexico, DF, CIMMYT.

Widstrom, N.W. & Burton, R.L. 1970. Artificial infestation of corn with suspension of corn earworm eggs. *J. Econ. Entomol.*, 63: 443-6.

Widstrom, N.W., Hanson, W.D. & Redlinger, L.M. 1975. Inheritance of maize weevil resistance in maize. *Crop Sci.*, 15: 467-470.

Widstrom, N.W., Wiseman, B.R., Williams, W.P. & Davis, F.M. 1984. S_1 progeny and mass selection for resistance in maize to leaf feeding by the fall armyworm. In *Agronomy Abstracts*, p. 95.

Willcox, M. & Bergvinson, D. 1997. Considerations for Bt corn in Mexico. *In* A.J. Hruska & M.L. Pavon, eds. *Transgenic plants – Bacillus thuringiensis, in Mesoamerican agriculture*, p. 98-104. Zamorano, Honduras, Zamorano Academic Press.

Williams, W.P. & Davis, F.M. 1985. Southwestern corn borer larvae growth on corn callus and its relationship with leaf feeding resistance. *Crop Sci.*, 25(2): 317-319.

Williams, W.P., Sagers, J.B., Hanten, J.A., Davis, F.M. & Buckley, P.M. 1997. Evaluation of transgenic corn for resistance to fall armyworm and southwestern corn borer. *Crop Sci.*, 37: 957-962.

Wiseman, B.R. 1989. Technological advances for determining resistance to *Heliothis zea. In CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 94-100. Mexico, DF, CIMMYT.

Wiseman, B.R. 1997. Factors affecting a laboratory bioassay for antibiosis: influences of maize silks on the corn earworm and fall armyworm larvae. *In* J.A. Mihm, ed. *Insect Resistant Maize: Recent Advances and Utilization. Proc. Int. Symp.*, International Maize and Wheat Improvement Center, p. 211-216. Mexico, DF, CIMMYT.

Wiseman, B.R. & Bondari, K. 1995. Inheritance of resistance in maize silks to the corn earworm. *Entomol. Exp. Appl.*, 77: 315-321.

Wiseman, B.R., McMillian, W.W. & Widstrom, N.W. 1974. Techniques, accomplishments, and future potential of breeding for resistance in corn to the corn earworm, fall armyworm, and maize weevil; and in sorghum to the sorghum midge. *In* F.G. Maxwell & F.M. Harris, eds. *Proc. Summer Inst. Biol. Control Plant Insects Dis.*, p. 381-393. Jackson, MS, USA, University Press of Mississippi.

Wiseman, B.R., Widstrom, N.W. & McMillian, W.W. 1974. Methods of application and numbers of eggs of the corn earworm required to infest ears of corn artificially. *J. Econ. Entomol.*, 67: 74-76.

Wright, V.F., Mills, R.B. & Willcutts, B.J. 1989. Methods for culturing stored-grain insects. In *CIMMYT 1989. Towards Insect Resistance Maize for the Third World: Proc. Int. Symp. on Methodologies for Developing Host Plant Resistance to Maize Insects*, p. 74-86. Mexico, DF. CIMMYT.

Sélection pour la résistance aux stress abiotiques

H.R. Lafitte

APPROCHES POUR LA SÉLECTION DE VARIÉTÉS RÉSISTANTES AUX STRESS

Les sélectionneurs ont utilisé la variabilité génétique pour améliorer les performances des variétés soumises aux stress abiotiques tels que l'acidité des sols et la sécheresse au moment de la floraison. Les bons programmes d'amélioration se caractérisent par une définition claire des environnements ciblés et par des techniques de criblages fiables. Bien que peu de progrès aient été signalés en ce qui concerne le développement de variétés tolérantes à l'inondation, à la faible fertilité des sols et à la sécheresse au stade plantule, il existe de nombreuses preuves que la variation génétique existe aussi pour la tolérance à ces facteurs défavorables.

La sélection pour la tolérance au stress peut être faite directement en mettant en place les pépinières dans des environnements défavorables ou indirectement, en conduisant la sélection dans de bonnes conditions. Beaucoup de sélectionneurs préfèrent sélectionner dans de bonnes conditions et comptent bénéficier d'un potentiel de rendement élevé dans les environnements défavorables. Les essais avancés de rendement sont alors conduits à la fois dans les environnements favorables et stressés. Cette stratégie peut se montrer la plus efficace dans le cas où les environnements prévus pour une même variété sont extrêmement divers. Dans le cas de sélection directe dans un environnement défavorable, la variance génétique est réduite et l'héritabilité du rendement est faible, rendant la sélection difficile. L'efficacité de la sélection directe dans les environnements sous stress comparée à la sélection indirecte dans des environnements à haut rendement, est déterminée par les héritabilités du rendement dans chaque environnement et par la corrélation génétique entre les rendements dans les deux environnements (Falconer, 1989; Bos et Caligari, 1995). On peut trouver ces valeurs dans les études de sélection des maïs tropicaux présentées ci-dessous, réalisées en conditions de sécheresse et de faible niveau d'azote. Dans quelques cas où l'on avait clairement défini l'environnement ciblé, l'héritabilité du rendement n'était pas plus faible que dans l'environnement favorable, et l'efficacité de sélection était alors meilleure que dans les environnements à haut rendement (tableau 19).

Les pépinières sous stress requièrent une conduite minutieuse; l'efficacité est améliorée par l'utilisation de modèles expérimentaux capables de minimiser les effets de la variabilité de l'environnement. Bänziger et Lafitte (1997a) montrèrent que l'héritabilité du rendement grain avec faible niveau d'azote avait augmenté de 33 pour cent grâce à l'utilisation d'un lattice alpha (0,1), comparé à l'utilisation d'un essai bloc randomisé; le lattice augmentait alors l'efficacité attendue de 19 pour cent. De plus, l'addition de caractères de sélection secondaires peut augmenter l'efficacité du processus de sélection (Bänziger et Lafitte 1997b).

Dans le cas de stress lié à une limitation des ressources du sol, telle que la sécheresse ou la faible fertilité, l'utilisation de parcelles d'une seule ligne peut conduire à sélectionner des lignées hautement compétitives. Ces lignées présenteront un avantage dans une pépinière génétiquement très diversifiée, mais pourront être assez faibles en culture pure. Bänziger, Lafitte et Edmeades (1995) examinèrent ce problème pour des lignées S1 cultivées dans

TABLEAU 19

Estimation de l'héritabilité au sens large et des gains réalisés par différents programmes de sélection récurrente pour quelques caractères chez le maïs tropical

Programme de sélection	Caractère	Héritabilité au sens large[a]	Changement par cycle de sélection[b] (%)	Bibliographie
Réduction de la hauteur de la plante	Hauteur de la plante	0,8	2,4	Johnson *et al.*, 1986
Tolérance à la secheresse	Rendement du grain irrigue	0,5 a 0,6	3,4	Edmeades, Bolaños et Lafitte, 1992, Bolaños et Edmeades, 1993
	Rendement en sec	0,5 a 0,6, jusqu'à une réduction de rendement de 80%	8,9	
	Epi/plante, en sec	0,5 a 0,6	9,4	
	Intervalle anthèse-sortie des soies, en sec	0,4 a 0,6	16,1	
Tolérance à un faible niveau d'azote	Rendement en grain, +N	0,2 a 0,8	2,3	Bänziger et Lafitte, 1997b, Bänziger, Betran et Lafitte, 1997, Lafitte et Edmeades, 1994, Lafitte, Bänziger et Edmeades, 1997
	Rendement en grain, -N	0,2 a 0,7	4,5	
	Epi/plante, -N	0,4	ns	
	Intervalle anthése-sortie des soies, -N	0,5	ns	
	Concentration de chlorophylle, -N	0,4	ns	
	Taux de sénescence,-N	0,6	5,0	
Tolérance à l'aluminium	Rendement grain, sol acide	0,4	14,5	Duque-Vargas *et al.*, 1994, Granados, Pandey et Ceballos,1993
	Hauteur de plante, sol acide	0,5	nd	
	Epi/plante, sol acide	0,4	nd	

[a] Les données pour l'héritabilité ne proviennent pas nécessairement des mêmes études que les changements par cycle de sélection

[b] Changements observes pour des sélections faites sur la base d'un seul caractère ou en combinaison avec d'autres caractères ("ns" signifie pas de changement significatif; "nd" indique qu'il n'y a pas de données disponibles)

une pépinière avec un faible niveau d'azote. L'effet de concurrence entre les génotypes était très significatif dans cette étude. De plus, l'augmentation de la taille des parcelles pour éliminer l'effet de bordure dans ce sol très hétérogène entraîna une augmentation de la surface de l'essai et une augmentation de l'erreur.

Les petites parcelles à une seule ligne de chaque bloc incomplet couvraient une surface plus faible et donc moins variable. Elles se montrèrent plus efficaces dans ce lieu très hétérogène. Les résultats soulignèrent l'importance que peut revêtir la concurrence dans les pépinières sous stress. Il est essentiel qu'il ne manque pas de plantes dans les pépinières sous stress hydrique. Les bordures doivent être éliminées, car un seul épi plus gros provenant d'une plante sans bordure peut représenter la plus grande partie du grain récolté sur une ligne sévèrement stressée. Dans les programmes d'amélioration, on sélectionne souvent des caractères secondaires, comme l'architecture de la plante et la résistance aux maladies. Les sélectionneurs ont alors à l'esprit un idéotype, modèle conceptuel de plante qui se comportera bien dans un environnement donné. Certains d'entre eux ont utilisé une

approche plus élaborée de l'idéotype qui intègre les connaissances de la croissance de la plante dans des environnements présentant des facteurs limitant différents. Ceci a été particulièrement utile dans le cas de stress lié à la sécheresse et à la faible fertilité, facteurs pouvant affecter beaucoup de composantes de la croissance d'une culture durant son cycle complet. On a moins souvent recours aux idéotypes dans le cas de la sélection pour la tolérance à une toxicité minérale (par exemple saturation aluminique élevée en sols acides et salinité) ou de stress ne touchant qu'un seul stade de croissance ou un seul processus (par exemple tolérance à la gelée des plantules chez les maïs tempérées). Dans de tels cas, le niveau de tolérance observé est simplement utilisé, avec le rendement, comme critère de sélection.

Une autre approche de la sélection pour la tolérance aux stress abiotiques consiste à identifier une seule composante physiologique d'un caractère connu pour conférer la tolérance au stress. On réalise alors la sélection à partir de cette composante, sans tenir compte des autres caractères. Puis l'on examine la valeur de cette composante comme critère de sélection en évaluant les changements obtenus qui reflètent l'héritabilité réelle du caractère dans les conditions de criblage utilisées et le gain en rendement de la culture dans les conditions de stress aux champs. Blum (1988) signala que l'on avait essayé ce type de sélection physiologique pour beaucoup de caractères tels que l'ajustement osmotique, l'accumulation d'acide abscissique, l'activité nitrate réductase, la production de protéines de choc de chaleurs, etc. En général, on a trouvé qu'un certain nombre de composantes de caractères répondaient à la sélection: la fraction sélectionnée présentait une expression différente pour le caractère considéré par rapport à la population de base. Malheureusement, très peu d'études montrent une amélioration significative du rendement sous stress résultant de ces changements (Ludlow et Muchow, 1990).

Il existe deux raisons qui expliquent le succès limité de la sélection sur des bases physiologiques à partir d'un seul caractère. Premièrement, les caractères utilisés comme critères de sélection sont souvent identifiés à partir de corrélations observées avec le rendement grain en condition de stress sur un nombre limité de variétés, et non pas à l'intérieur d'une population. Les variétés présentant des valeurs extrêmes du caractère peuvent être différentes pour beaucoup d'autres caractéristiques importantes; aussi leurs stratégies face au stress peuvent-elles être assez différentes. Dans ce cas, la sélection pour un seul caractère dans une population plus homogène peut ne pas avoir d'effet ou peut même avoir un impact négatif sur le rendement car le caractère considéré n'est efficace qu'en combinaison avec beaucoup d'autres adaptations. Deuxièmement, la compréhension physiologique du rendement est encore très imparfaite. On ne connaît pas l'importance relative d'un caractère quelconque, mesuré à un moment précis, sur le développement de la plante pendant son cycle complet. Il semble que chez les maïs tempérés la tolérance générale au stress ou la capacité de la plante de s'ajuster à des conditions environnementales peu favorables soient la résultante de beaucoup de petites différences accumulées qu'il est très difficile de mesurer individuellement (Tollenaar, McCullough et Dwyer, 1993). On suppose que beaucoup de processus sont aussi impliqués, à différents niveaux d'organisation, dans la détermination du rendement dans des conditions spécifiques de stress telles que la sécheresse et la faible fertilité.

La difficulté de mesurer beaucoup de caractères physiologiques est une contrainte supplémentaire à leur utilisation comme critères de sélection dans un programme d'amélioration. Un caractère doit être rapidement mesuré, sans équipements onéreux. Le sélectionneur a généralement à sa disposition un système lui permettant de mesurer le rendement. Il est difficile de

démarrer la sélection d'un caractère supplémentaire nécessitant des équipements et/ ou une expertise supplémentaires, surtout si l'on ignore les chances de succès.

SÉCHERESSE

Un objectif commun des programmes tropicaux d'amélioration du maïs est de stabiliser le rendement face à l'incertitude de l'approvisionnement en eau de la culture. En culture pluviale, le manque d'eau peut limiter la croissance du maïs à n'importe quel moment de la saison. Les caractéristiques de la plante nécessaires pour améliorer le rendement en cas de sécheresse peuvent être très différentes selon les stades de croissance de la culture. Pour être efficace, un programme de sélection réussi nécessite une caractérisation claire du principal type de stress hydrique de l'environnement considéré. Les stratégies de sélection nécessaires pour améliorer la tolérance de la culture à ces types très distincts de sécheresse sont très diverses. De plus, la réponse recherchée à la sécheresse peut être très différente dans les régions où l'agriculture commerciale prédomine (rendement potentiel élevé) par rapport à une agriculture de subsistance où la stabilité du rendement est la priorité (Ludlow et Muchow, 1990).

Variétés qui évitent la sécheresse

La productivité peut être maintenue dans les environnements sujets à la sécheresse en faisant coïncider le cycle avec les périodes où la pluviométrie est assurée. Dans beaucoup d'environnements tropicaux la distribution de la pluviométrie est unimodale. On peut éviter la sécheresse de fin de cycle en utilisant des variétés précoces qui accomplissent leur cycle durant la saison des pluies et échappent ainsi à la sécheresse. L'inconvénient de cette stratégie est que la durée d'interception des radiations solaires est plus courte pour les variétés précoces et, de ce fait, leur rendement potentiel ne sera pas aussi élevé que celui des variétés tardives (voir chapitre «Stress abiotiques affectant le maïs»). Certaines années, le rendement des variétés à cycle long sera limité par le manque d'eau; par contre les années particulièrement humides, les variétés précoces ne pourront exploiter la longueur de la saison et les variétés tardives seront alors plus productives. Fréquemment les variétés locales, que les agriculteurs utilisent dans les régions sujettes à la sécheresse, sont des variétés précoces, indiquant que la stabilité du rendement est, pour ces producteurs, plus importante que le rendement potentiel.

Les sélectionneurs-maïs peuvent modifier la précocité par sélection massale assez facilement. Il est toutefois difficile de limiter la tardiveté sans baisse de rendement. Ceci peut être obtenu chez les maïs tropicaux en améliorant l'indice de récolte (IR) par réduction de la hauteur de la plante. Une diminution du nombre de feuilles accompagne la réduction de la taille, la population est alors plus précoce (Johnson *et al*, 1986). La réduction de la croissance de la tige, qui améliore l'indice de récolte, libère des éléments nutritifs qui seront utilisés pour la production des grains. De telles variétés courtes, à indice de récolte élevé, sont plus tolérantes à la sécheresse.

Variétés qui tolèrent la sécheresse

Les variétés qui sont tolérantes à la sécheresse subissent une période où la disponibilité hydrique est faible, mais elles évitent ou supportent la dessiccation. Ce type de tolérance est nécessaire pour maintenir la productivité lorsque le stress hydrique se produit de façon imprévisible pendant le cycle de la culture ou lorsque les agriculteurs préfèrent des variétés à cycle long dans des régions où les pluies s'arrêtent parfois de bonne heure. Les espèces ou variétés évitent la dessiccation soit en conservant l'humidité, soit en exploitant de plus grandes réserves de l'humidité du sol de telle façon que les tissus de la plante ne subissent pas de baisse de potentiel hydrique. La plante conserve son eau

en enroulant ses feuilles, en fermant ses stomates lorsque l'humidité relative est basse et grâce à la présence d'une épaisse couche épicuticulaire de cire (Ludlow et Muchow, 1990). Les variétés capables d'extraire plus d'eau du sol ont un système racinaire plus profond ou plus volumineux. Comme dans le cas de la précocité, ces stratégies peuvent limiter la productivité. La formation d'un épicuticule cireux ou d'une masse racinaire importante nécessite un investissement en hydrate de carbone qui se fait au détriment de la formation du grain. La fermeture des stomates ou l'enroulement des feuilles réduit la photosynthèse. De plus, beaucoup de ces caractéristiques font partie de la plante: leur coût est supporté aussi bien en année sèche où elles confèrent un avantage adaptatif que lors des bonnes années où elles présentent peu d'intérêt ou peuvent même avoir un effet négatif sur la culture.

Les variétés tolérantes à la dessiccation des tissus subissent une réelle réduction du potentiel hydrique de leurs tissus, mais leur rendement est moins affecté que celui des variétés sensibles. L'importance relative des caractéristiques conférant la tolérance à la dessiccation varie selon le moment auquel la sécheresse se produit. L'ajustement osmotique peut être important dans le cas de sécheresse précoce (Chimenti, Cantagallo et Guevara, 1997). La façon dont les hydrates de carbone sont distribués est cruciale dans le cas de sécheresse à la floraison. Les effets de la sécheresse peuvent être atténués pendant le remplissage des grains en retardant la sénescence et en mobilisant les réserves en hydrate de carbone des tiges. Nous présenterons dans la section suivante les stratégies qui peuvent permettre de tolérer la sécheresse à différents stades, en évitant et en supportant à la fois la dessiccation.

Stress hydrique précoce

La plupart des maïs tropicaux sont semés avec les premières pluies, aussi le stress hydrique précoce est-il, le plus souvent, causé par le démarrage irrégulier de la saison des pluies: la culture est établie, survient alors un arrêt dans la pluviométrie. A ce stade précoce, le système racinaire n'extrait l'eau que d'une fraction superficielle du profil du sol, aussi le stress hydrique peut-il se manifester après quelques jours sans pluie. Le principal danger de ce type de stress est la réduction du nombre de plantes. Le maïs ayant une faible capacité de tallage, chaque plante doit survivre jusqu'à la reprise des pluies, sans quoi le rendement sera irréversiblement affecté. Les caractéristiques qui favorisent la survie sont l'enracinement profond précoce, la perte réduite de l'eau des feuilles et l'ajustement osmotique pour permettre à la plante de continuer à absorber de l'eau d'un sol en train de se dessécher. Chacun de ces caractères, s'il se manifeste aussi bien en environnement stressé que non stressé, peut être associé à une croissance réduite dans des conditions favorables. Par exemple, l'augmentation de la fourniture d'éléments nutritifs aux racines réduit la disponibilité de ces éléments pour la croissance de la surface foliaire limitant ainsi la radiation interceptée par la culture. Ceci peut entraîner une réduction de la vigueur précoce et réduire la compétitivité de la culture vis-à-vis des mauvaises herbes. Toutefois, si dans un environnement donné le stress hydrique au stade plantule est fréquent, de telles modifications peuvent entraîner une amélioration d'ensemble de la densité des plantes et du rendement en grain.

L'enroulement précoce des feuilles réduit considérablement l'utilisation de l'eau, les variétés varient pour le potentiel hydrique auquel cet enroulement se produit. L'enroulement des feuilles est un caractère héréditaire qu'il est facile de sélectionner. Toutefois, en pratique, la plupart des sélectionneurs rejettent le caractère enroulement car il est souvent associé à une extraction limitée de l'eau du sol. De plus, l'enroulement précoce réduit la photosynthèse et peut ainsi limiter la productivité.

On en est encore, à ce jour, au stade des études préliminaires de la sélection pour la tolérance des plantules à la sécheresse en basses terres tropicales (Bänziger, Edmeades et Quarrie, 1997). Ces chercheurs semèrent, sous un système d'irrigation présentant un gradient, des lignées issues d'une population source à large base, tolérante à la sécheresse. Ils recombinèrent les 25 meilleures et les 25 plus mauvaises familles, sélectionnées sur la base de la survie des plantules. Les premières évaluations de plantules soumises à la sécheresse montrèrent que les meilleures sélections ne différaient de la population d'origine que par l'enroulement des feuilles. Les plus mauvaises sélections étaient significativement différentes de la population d'origine pour la survie au stress au stade plantule; leur concentration foliaire en acide abscissique était plus faible. L'acide abscissique des feuilles était corrélé avec l'enroulement mais pas avec la survie.

Rahman *et al.* (1994a) signalèrent la possibilité d'utiliser les caractéristiques des racines des plantules pour améliorer la tolérance à la sécheresse des maïs tempérés. Ils préparèrent quatre synthétiques basées sur le nombre de racines du mésocotyle (élevé ou non) et sur l'importance des ramifications des racines (élevée ou faible) dans la zone des 3 à 5 centimètres de racines séminales primaires. Lors d'un essai sous serre, une synthétique sélectionnée pour le faible nombre de racines du mésocotyle et la forte ramification de ses racines produisit, sous stress hydrique, les plus grandes plantules. Durant une année chaude, ils n'observèrent aucune différence aux champs quant au poids de matière sèches des plantules, mais en année froide la synthétique sélectionnée pour son grand nombre de racines du mésocotyle et ses faibles ramifications racinaires produisit les plantules les plus grandes. Ces deux synthétiques présentaient aussi le plus fort potentiel osmotique aux champs à l'anthèse et avaient un rendement supérieur à celui des autres synthétiques dans les lieux secs (Rahman *et al.*, 1994b). Ces résultats sont prometteurs et incitent à continuer à explorer l'utilisation des caractéristiques des racines des plantules.

Une nouvelle compréhension de l'importance des cavités des vaisseaux du xylème en conditions normales aux champs conduit à de nouvelles hypothèses sur l'amélioration des systèmes racinaires des plantules en ce qui concerne les environnements sujets à la sécheresse. Le maïs est caractérisé par un système racinaire relativement peu sûr, où les vaisseaux des racines sont pour la plupart en continuité avec ceux de la tige (Aloni et Griffith, 1991). Chez plusieurs autres céréales, les vaisseaux du xylème des racines sont séparés du xylème de la tige par des trachéides qui limitent la diffusion des embolismes. Dans le cas de stress hydrique, si le potentiel de l'eau du sol ne permet pas aux cavités de se remplir à nouveau, le fonctionnement du xylème du maïs peut être perturbé en présence de quantités importantes d'embolismes. Il pourrait exister des variations génétiques pour le type de jonction racine-tige de telle façon que l'on puisse créer des variétés avec une anatomie des racines plus sûre pour les environnements sujets à la sécheresse. Là encore, il pourrait y avoir un compromis à long terme pour de telles modifications: des modèles montrent qu'une stratégie à haut risque avec quelque cavitation pourrait optimiser l'efficacité de l'utilisation de l'eau durant la saison (Jones, 1993) et pourrait être caractérisée par une faible résistance aux mouvements de l'eau dans des conditions sans stress.

Un système de culture du maïs peu commun prédomine dans les hautes terres tropicales du Mexique (>2 000 manm[1]) où les semences sont placées à une profondeur allant jusqu'à 20 cm, six à huit semaines avant le début de la saison des pluies (Castro, Daynard et Thurtell, 1997). Les variétés adaptées à ce système de culture

[1] manm: mètre au-dessus du niveau de la mer

Copyrighted material

germent, mais la croissance végétative est très lente jusqu'à ce que les pluies commencent. Il semble que le système racinaire prolifère pendant cette période, avec une utilisation minimale d'eau. Les sélectionneurs ont identifié une variabilité génétique pour la capacité de germer à ces profondeurs extrêmes; ce caractère a été inclus dans le développement de variétés améliorées (Eagles et Lothrop, 1994). Cette stratégie est un peu semblable à celle utilisée pour produire le blé en climat méditerranéen où on a sélectionné des lignées ayant des vaisseaux du xylème à faible diamètre. Cette caractéristique entraîne une réduction de la consommation précoce de l'eau par la culture et assure une quantité appropriée disponible pour le développement foliaire et la floraison, plus tard dans la saison (Passioura, 1994). Par opposition avec le blé pour lequel on n'attend pas de pluies tardives, la méthode du semis profond permet au contraire à la culture de survivre jusqu'au début réel de la saison des pluies.

Sécheresse à la floraison

Le stress à la floraison survient quand il y a une période sèche durant le mois autour de l'anthèse et de la sortie des soies. Cette sécheresse peut conduire à une stérilité ou à une réduction sévère du nombre de grains par épi. Le maïs est particulièrement sensible au stress à la floraison: une sécheresse qui aurait peu d'effet sur le rendement si elle avait lieu pendant la phase végétative ou le remplissage des grains, peut être catastrophique au moment de la floraison. Malheureusement, une courte période sèche a généralement lieu environ deux mois après le démarrage des pluies, coïncidant avec le stade sensible de croissance de la culture. L'élongation des soies est très sensible à l'état hydrique de la plante et à la fourniture d'éléments nutritifs. Le stress avant la floraison peut augmenter l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies. Une sortie des soies tardive peut entraîner l'échec de la fécondation en raison de l'absence de pollen. Si la sécheresse continue pendant sept à huit jours après la sortie des soies, la croissance les fleurs fertilisées est réduite en raison de la diminution du flux d'éléments nutritifs vers l'épi en cours de développement; ce phénomène entraîne fréquemment l'avortement de grains, parfois de tout l'épi. Ces points sont discutés plus en détail dans le chapitre «Stress abiotiques affectant le maïs».

En raison de la sensibilité du maïs à la sécheresse au moment de la floraison, les scientifiques du CIMMYT qui travaillent sur le maïs pluvial tropical des basses terres prêtent une attention toute particulière à cette période. L'amélioration du rendement par sélection récurrente de familles de pleins frères soumises à des limitations du régime hydrique au moment de la floraison et pendant le remplissage du grain commença dès 1973 (Fisher, Edmeades et Johnson, 1989). Ces travaux furent menés dans un lieu pratiquement sans pluie pendant l'hiver, l'eau était délivrée selon les besoins par irrigation à la raie. On mesura aussi le rendement dans une parcelle adjacente bien irriguée. Un indice de sélection permit d'identifier les familles qui avaient un rendement supérieur sous stress et qui maintenaient leur rendement en condition irriguée. On inclut aussi quelques caractères secondaires, présumés avoir une valeur adaptative sous stress hydrique (température du couvert végétal, taux relatif d'élongation des feuilles, taux de sénescence et intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies). Après huit cycles, les chercheurs évaluèrent les progrès sur ce lieu de sélection (Edmeades, Bolaños et Lafitte, 1992).

L'évaluation porta sur le traitement avec stress où l'irrigation était limitée (rendement moyen d'une tonne/ha) et sur un traitement irrigué normalement (rendement de 8 tonnes/ha). Dans les deux traitements le rendement augmenta de 108 kg/ha par cycle de sélection. Cette étude permit de démontrer que cette stratégie de sélection qui mettait l'accent sur l'amélioration du rendement sous stress

hydrique et qui cherchait seulement à maintenir le rendement en condition irriguée, aboutit à des gains significatifs sous irrigation et à une amélioration du rendement potentiel. Ceci n'était pas le simple résultat d'une adaptation spécifique au lieu de sélection. Dans un essai international couvrant 12 environnements en culture pluviale, le cycle C_8 produisit 740 kg/ha de plus que la population d'origine (Byrne *et al.*, 1995). D'après ces résultats, les auteurs conclurent que, lors d'une année où la sécheresse au moment de la floraison réduit le rendement moyen de 6 tonnes/ha à 2 tonnes/ ha en milieu tropical, un agriculteur qui semait le cycle C_8 pouvait espérer récolter 20 à 40 pour cent de grains en plus que celui qui semait le cycle C_0.

On montra que les performances améliorées du cycle C_8 étaient associées à l'amélioration de l'indice de récolte sous tous les régimes hydriques. Toutefois, le comportement de la culture soumise à la sécheresse était le résultat le plus spectaculaire de ce travail de sélection. En conditions de stress, l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies augmente considérablement. L'environnement sous stress hydrique utilisé était particulièrement efficace pour mettre en évidence la variation génétique pour le retard de la sortie des soies en cas de sécheresse et pour permettre des progrès rapides pour la réduction de l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies. Même si cet intervalle est très réduit chez les plantes bien arrosées, cette amélioration aboutit aussi à un gain dans l'environnement irrigué.

Comment la plante réduit-elle l'intervalle anthèse-sortie des soies en cas de sécheresse? La sélection n'avait pas entraîné de changement dans le statut hydrique de la plante, mais il y avait un changement essentiel dans la croissance des parties reproductives avant la floraison. La durée entre le semis et l'initiation de la panicule était légèrement réduite, la durée de formation des épillets sur l'épi était aussi réduite. Le taux de croissance de l'épi depuis l'initiation jusqu'au moment de l'anthèse était plus important en C_8 qu'en C_0 Le potentiel de rendement en grain de l'épi C_8 était réduit de 21 pour cent, mais au moment de l'anthèse, chacun des épillets était deux fois plus gros que ceux de l'épi de C_0. Ces gros épillets réussissaient beaucoup mieux à former des grains en condition de stress et le nombre final de grains était ainsi plus important en C_8 qu'en C_0. La biomasse par épillet à 50 pour cent d'anthèse était étroitement liée à l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies. Cela signifie que les sélectionneurs peuvent efficacement utiliser ce caractère externe de l'intervalle en condition de stress hydrique pour sélectionner les familles avec une meilleure distribution de la matière sèche vers l'épi (caractère interne). Il serait en effet très difficile, dans un programme de sélection, de mesurer directement la distribution de la matière vers l'épi au moment de la floraison.

Le plus grand nombre d'épillets parfaitement développés en C_8 était en partie dû à la réduction du nombre potentiel de grains. Chez le maïs croissant en condition normale, le nombre potentiel de grains dépasse de beaucoup le nombre final de grains à la récolte. Par conséquent, la réduction du nombre d'épillets n'a pas d'effet négatif sur le rendement potentiel en bonnes conditions de culture. L'autre changement, peut-être plus important, qui permit d'obtenir de gros épillets au moment de l'anthèse, était l'augmentation du taux de croissance de l'épi, de l'initiation à l'anthèse. Cette matière sèche supplémentaire provenait de l'augmentation de la photosynthèse ou d'un détournement de matière sèche d'autres réserves en cours de développement. La panicule est un réservoir d'éléments nutritifs qui concurrence l'épi et l'augmentation du taux de croissance des épillets était accompagnée d'une diminution du taux de croissance de la panicule durant la même période. Chez le maïs tropical, la taille de la panicule peut être considérablement réduite sans compromettre la disponibilité en pollen; aussi cette altération n'avait-elle pas

non plus réduit le rendement potentiel. Il y avait aussi une petite diminution de la hauteur de plante en C_8 et le poids en sec des racines dans les 50 premiers centimètres diminua de 35 pour cent. Ces changements pouvaient avoir permis à des éléments nutritifs de migrer vers l'épi en développement.

Pourquoi les changements dans la dynamique de la croissance de l'épi ont-ils aussi conduit à une augmentation du rendement dans les environnements bien irrigués ? Il y avait une petite augmentation non significative de la biomasse au-dessus du sol dans les environnements bien irrigués, associée à un retard de sénescence et à une amélioration de l'efficacité d'utilisation des radiations pendant le remplissage des grains. L'effet le plus important semble avoir également été une amélioration de l'établissement des réserves en éléments nutritifs sous irrigation. On considère souvent que le rendement du maïs tropical est limité par ses capacités de stockage en éléments nutritifs (Fisher et Palmer, 1984). Il semble possible de surmonter cette contrainte en sélectionnant en condition sèche au moment de la floraison.

Les résultats de la sélection du cultivar *Tuxpeño Sequia* sous stress hydrique incitérent les scientifiques du CIMMYT à démarrer l'amélioration de cinq autres cultivars dans des conditions semblables (Edmeades, Boloños et Lafitte, 1992). Ils commencèrent par sélectionner les caractères suivants: le rendement en conditions sèches et irriguées, la réduction de l'intervalle entre anthése et sortie des soies et la sénescence lente des feuilles en conditions sèches. Ils inclurent d'autres caractères secondaires comme la taille réduite des panicules, le port érigé et non enroulé des feuilles et la résistance à la verse. Ils utilisérent la méthode de sélection de familles de S_1 et inclurent une présélection des familles en condition chaudes et séches, suivie d'une sélection en pépiniére avec répétitions et irrigation contrôlée. L'évaluation de quatre populations supplémentaires, qui avaient été améliorées en utilisant cette même approche, confirma l'importance de l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies et les bénéfices supplémentaires apportés par le retardement de la sénescence. Edmeades *et al.* (1997c) observèrent des rendements grains élevés et uniformes non seulement en conditions sèches mais aussi avec irrigation. L'héritabilité du rendement en grain ne diminuait pas jusqu'à ce que les rendements aient été réduits à 20 pour cent de ceux des parcelles bien irriguées. A de si bas niveaux de rendement, la corrélation génétique entre le rendement grain et l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies était assez élevée (environ –0,70); c'était aussi le cas pour la corrélation entre le nombre d'épi par plante et le rendement grain (environ –0,80) (Edmeades, Boloños et Lafitte, 1992). Ces résultats montrent que la sélection sous stress hydrique peut être assez efficace.

A des niveaux extrêmes de stress, l'efficacité de sélection est améliorée par l'ajout d'un caractére secondaire comme l'intervalle entre l'anthése et la sortie des soies. Kitbamroong et Chantachume (1993) signalèrent aussi avoir réalisé des progrès en conditions de stress à la floraison, chez une population sans changement de l'intervalle entre l'anthése et la sortie des soies. Après trois cycles de sélection, le rendement de la population avait été amélioré en condition séche, mais avait tendance á diminuer en condition bien irriguée. Ces résultats suggèrent que d'autres mécanismes qu'une meilleure distribution des hydrates de carbone vers l'épi pouvaient être responsables des gains accomplis par cette population.

Bien que peu d'autres résultats d'études sur la sélection pour la tolérance à la sécheresse des maïs tropicaux aient été publiés, il existe des programmes publics de sélection pour la tolérance à la sécheresse dans beaucoup de pays tropicaux (voir les rapports d'Edmeades *et al*, 1997b). Une difficulté commune à ces programmes est le manque de lieux de sélection sans pluie. Les coefficients de

variation élevés des rendements dans les environnements stressés représentent une autre difficulté; toutefois, les ordinateurs personnels peuvent maintenant analyser des dispositifs expérimentaux capables de réduire cette difficulté. Ces dispositifs peuvent facilement être incorporés dans les programmes de sélection (voir par exemple Barreto *et al.*, 1997).

L'hétérosis, dans les régions où les variétés hybrides sont disponibles, confèrent généralement un avantage quant au rendement en condition sèche. On a montré que l'utilisation d'un hybride produit à partir de lignées tolérantes à la sécheresse renforçait encore cet avantage. Les *top-crosses* réalisés à partir de lignées provenant des quatre populations sources furent comparés aux *top-crosses* réalisés avec des lignées provenant des mêmes populations améliorées selon des méthodes conventionnelles (Edmeades *et al.*, 1997a). En condition sèche (niveau de rendement 1,6 tonnes/ha), les rendements des *top-crosses* faits à partir des populations tolérantes à la sécheresse furent de 22 pour cent supérieurs à ceux des *top-crosses* faits avec les lignées des populations améliorées selon des méthodes conventionnelles. Dans des conditions de bonne irrigation (niveau de rendement 6,1 tonnes/ha), le rendement des *top-crosses* conventionnels était de 2 pour cent supérieur à ceux des *top-crosses* de lignées tolérantes à la sécheresse. La probabilité d'obtenir des hybrides tolérants à la sécheresse est grandement augmentée lorsque les lignées proviennent de populations qui ont elles-mêmes été améliorées pour la tolérance à la sécheresse.

Une autre approche pour réduire l'impact du stress au moment de la floraison est d'accroître la plasticité du développement. Chez certaines variétés de riz, une mauvaise alimentation en eau entre l'initiation de la panicule et l'anthèse retarde celle-ci jusqu'à ce que le niveau d'humidité redevienne favorable. On observe des retards semblables dans la floraison des cultures à croissance indéterminée comme le niébé et le haricot mung (Ludlow et Muchow, 1990). Chez le maïs, culture à croissance fortement déterminée avec une capacité de tallage limitée, le moment de la floraison est étroitement déterminé par la température, sans aucune influence de l'alimentation en eau de la plante par le sol. On a toutefois signalé une variété locale de l'Etat de Michoacan au Mexique dont le développement est retardé en conditions de stress (Castleberry et Lerette, 1979). Ce caractère de *latence* permet à la culture de survivre en période de stress hydrique et d'attendre la reprise des pluies pour que le processus crucial de la floraison se produise. On a fait des efforts considérables pour incorporer ce caractère à la fois chez les maïs tempérés et chez les maïs tropicaux. Les variétés issues de ces programmes axés sur la tolérance à la sécheresse avaient tendance à mieux se comporter en conditions sèches; toutefois, on ignore dans quelle mesure le caractère de latence était responsable de ce comportement. A moins que les systèmes d'évaluation n'aient inclus de sévères restrictions hydriques précoces, la sélection pour le rendement des descendances de la variété locale avec le caractère de latence pouvait avoir éliminé les allèles qui conféraient ce caractère. S'il existe un net avantage pour un délai facultatif de la floraison dans un environnement donné, il serait intéressant de transférer directement ce caractère grâce à la biotechnologie.

Sécheresse pendant le remplissage des grains

La sélection d'idéotypes décrite précédemment était fortement axée sur le stress à la floraison, mais elle incluait aussi le stress durant le remplissage du grain. Le caractère secondaire le plus important pour l'aptitude au rendement en présence d'une sécheresse tardive semble être le retard de la sénescence (*stay-green*).

La défoliation est un moyen de simuler la sécheresse pendant le remplissage du grain.

Des études avec d'autres cultures ont utilisé des défoliants chimiques avec des produits dessicants tels que le magnésium ou le chlorate de soude (Blum, 1988). Edmeades et Lafitte (1993) menèrent une étude sur plusieurs cycles de sélection de maïs de différentes hauteurs en utilisant des traitements défoliants physiques. Dans ces cycles de sélection réalisés à partir du cultivar *Tuxpeño Planta Baja*, la réduction de la taille de la plante était, comme dans les études précédentes, associée à la réduction de l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies et à l'augmentation du rendement en conditions sèches. Les groupes à tige plus courte (défoliés et non défoliés), plus tolérants au stress, mobilisèrent plus de matière sèche de la tige durant le remplissage du grain que ne le firent les groupes à grande tige. Ce résultat était associé à une diminution de la stérilité et à une augmentation de l'indice de récolte. La quantité de matière sèche perdue par la tige était plus importante dans les parcelles défoliées. Ces résultats confirment l'existence de variations génétiques à l'intérieur d'une population pour la mobilisation des hydrates de carbones des tiges pendant le remplissage des grains et l'association entre l'augmentation de la mobilisation et l'augmentation de l'indice de récolte chez les populations de maïs tropicaux. Toutefois, ils ne permettent pas de conclure que la sélection pour l'augmentation de la mobilisation seule pourrait augmenter les rendements grains en conditions de stress. L'augmentation de la capacité de stockage des éléments nutritifs était, elle aussi, nécessaire.

L'utilisation de la défoliation pour la sélection de la tolérance à la sécheresse pendant le remplissage du grain permit de mettre en évidence une variation génétique dans la capacité de la plante à mobiliser les hydrates de carbone vers le grain; toutefois elle ne permit pas d'exploiter la variabilité génétique du caractère de non-sénescence (*stay-green*) en conditions sèches. Ceci représente une limitation importante à son utilisation. Les différences pour le remplissage du grain en conditions de stress étaient importantes dans l'étude de *Tuxpeño Sequía*, décrite ci-dessus. Il apparaît aujourd'hui que la sélection aux champs dans des parcelles bien menée avec contrôle de l'irrigation est la seule méthode qui permette l'identification des plantes avec le caractère sénescence retardée en conditions de stress pendant le remplissage du grain. Heureusement, une notation visuelle rapide de ce caractère est possible aux champs. Le caractère sénescence retardée peut être confondu avec des différences de maturité; d'autre part, la demande d'azote de la part d'un gros épi peut aussi hâter la sénescence. On devra tenir compte de ces facteurs en notant aux champs le caractère sénescence.

Sélection pour des caractères individuels

La sélection pour des caractères qui pourraient avoir une action sur le rendement a eu moins de succès que la sélection pour l'idéotype décrite ci-dessus. Boloños et Edmeades (1991) menèrent une sélection divergente chez le maïs tropical sur le potentiel osmotique des feuilles sous stress dans trois groupes de descendances S_1. Le potentiel osmotique des feuilles des synthétiques expérimentales résultant avait une différence de 0,17 MPa (moyenne sur une série de différents niveaux d'eau). Bien que ces différences aient été significatives, le rendement des maïs à pression osmotique foliaire supérieure n'était pas plus élevé dans cette étude. De plus, on observa de faibles ajustements de la pression osmotique en réponse à la sécheresse dans l'environnement concerné. Ces résultats contrastent avec ceux signalés à partir d'une comparaison de variétés menée dans un autre site, où l'ajustement osmotique était associé à une augmentation du rendement en conditions sèches (Chimenti, Cantagallo et Guevara, 1997).

Bien qu'il existe beaucoup d'autres caractères individuels auxquels on pourrait penser pour améliorer la tolérance à la sécheresse chez les maïs tropicaux, rares sont ceux qui ont démontré

Copyrighted material

un intérêt lors de test aux champs. Il n'est pas étonnant que les sélectionneurs n'aient pas voulu incorporer ces caractères dans leurs programmes de sélection. Toutefois, le gain potentiel en efficacité que pourrait apporter la prise en compte de tels caractères dans un programme de sélection est élevé, et il justifie de nouveaux travaux.

NIVEAU FAIBLE D'AZOTE DANS LE SOL

Le faible niveau de fertilité des sols est un autre facteur limitant de la production dans la plupart des pays tropicaux. On estime en particulier que la fourniture d'azote est en dessous de l'optimum dans beaucoup des régions maïs. Bien que les efforts de sélection pour aborder ce problème soient moins avancés que les travaux sur la sécheresse, les données disponibles suggèrent que l'on puisse aussi augmenter les rendements sous de faibles niveaux de fertilité.

Dans une étude exploratoire, Muruli et Paulsen (1981) utilisant un mélange de germplasms montrèrent, après un seul cycle de sélection demi-frères, que les rendements sous faible niveau d'azote pouvaient être améliorés. Ces gains étaient accompagnés d'une diminution du rendement potentiel à fort niveau d'azote. Bon nombre d'autres études ont montré l'existence d'une variation génétique entre les variétés pour l'assimilation d'azote, sa répartition et la réponse à la fourniture d'azote. Cette démonstration de la variabilité encouragea la mise en route, en 1986, d'un programme pour améliorer le rendement du cultivar *Across 8328* sous faible niveau d'azote dans les basses terres tropicales (Lafitte et Edmeades, 1994). On utilisa dans cette étude une approche par idéotype et on mena simultanément la sélection dans les deux types d'environnements: faible fertilité (pas d'application d'azote) et fertilité élevée (200 kg N/ha). Sous faible niveau d'azote, on introduisit les caractères secondaires suivants: hauteur de plante, surface foliaire des spathes, teneur en chlorophylle des spathes, taux de sénescence et intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies. L'idéotype envisagé était une plante qui absorberait rapidement l'azote de l'environnement (pertes sous forêts par lessivage, volatilisation et mauvaises herbes), le distribuerait efficacement vers l'épi pour établir une réserve importante pour le grain et rallonger la durée de son remplissage raccourcie par le manque d'azote. Après trois cycles de sélection récurrente, les plantes étaient plus hautes et plus tardives que celles de la population d'origine. On modifia ensuite l'idéotype pour moins mettre l'accent sur la hauteur de plante et le contenu chlorophyllien, pour réduire la taille de la panicule et pour retrouver la maturité du cultivar d'origine. Après deux nouveaux cycles de sélection, on obtint un gain moyen de rendement par cycle de 4,5 pour cent à faible niveau d'azote et de 2,3 pour cent par cycle à fort niveau d'azote (Lafitte, Bänziger et Edmeades, 1997). Cette étude montre que l'on peut réaliser des améliorations de rendement à faible niveau d'azote tout en maintenant le potentiel de rendement à haut niveau de fertilité. L'héritabilité du gain réalisé était la même sous les deux niveaux d'azote.

Bäzinger et Lafitte (1997b) examinèrent, à partir de leur analyse génétique, l'intérêt de caractères secondaires pour la sélection pour la tolérance à un niveau faible d'azote chez un certain nombre de populations cultivées sous faible niveau d'azote à Poza Rica au Mexique. Le nombre d'épis par plante et le taux de sénescence des feuilles furent des caractères précieux pour l'identification des meilleurs génotypes. A cet endroit, les différences de concentration en chlorophylle dans les spathes avaient plutôt tendance à refléter les variations dans la fourniture d'azote à la pépinière et non des variations génétiques. La valeur de la teneur en chlorophylle des spathes comme critère de sélection ne fut pas toujours évidente. On a montré que la teneur en chlorophylle était héréditaire et, dans une autre étude sur des maïs tropicaux, qu'elle était corrélée avec le rendement en grain à faible niveau d'azote (Sibale et Smith, 1997). Ces résultats nous rappellent que les réponses à la sélection

peuvent être très différentes dans les diverses études, selon la variabilité existant chez la population et le pouvoir de sélectivité de l'environnement pour révéler cette variabilité.

Après trois cycles de sélection on observa une augmentation du poids en sec des racines chez *Across 8328 BN*. Une autre étude avec des maïs tropicaux montra qu'une augmentation de la profondeur des racines pouvait être particulièrement importante pour la récupération de l'azote minéralisé lessivé hors de la zone des racines au moment de la floraison; la masse racinaire était un caractère moins important (Kling *et al.*, 1997). Les résultats d'une comparaison variétale de maïs tempérés montrèrent que l'efficacité de l'azote n'était pas associée au système racinaire dans son ensemble et que les variétés différaient de façon significative pour la réponse de la croissance racinaire à la fourniture d'azote (van Beem et Smith, 1997). Ces résultats pris ensemble montrent que les paramètres racinaires peuvent être importants pour conditionner la réponse des variétés aux faibles niveaux d'azote, mais qu'on n'a pas encore identifié les caractères spécifiques importants. Lorsque les techniques de criblage pour révéler la variation génétique chez les racines seront disponibles, la sélection directe pour les caractères des racines pourra conduire à des gains de productivité sous faible fertilisation azotée.

Qu'est-ce qui a également changé après trois cycles de sélection pour la tolérance aux faibles niveaux d'azote ? Pour les différents niveaux d'azote, le cycle C_3 produisit à floraison et à maturité plus de biomasse au-dessus du sol que le cycle C_0. On observa une tendance à un prélèvement plus important d'azote à la floraison et C_3 mobilisa plus d'azote des tissus végétaux vers le grain que C_0. La sélection aboutit à un retard de la sénescence. On observa aussi une diminution du nombre de fleurs formées sur chaque épi mais un pourcentage plus important de réussite, aussi y avait-il plus de grains par épi en C_3. On avait aussi signalé un changement du nombre de fleurs dans la sélection de *Tuxpeño Sequía* à la tolérance à la sécheresse. Lafitte et Edmeades, (1995a) examinèrent la croissance de l'épi sous faible et fort niveau d'azote des différents cycles de cette population et de la population *Across 8328 BN*. En plus de la réduction du nombre de fleurs, ils observèrent, dans le cas de la sélection sous faible niveau d'azote, une augmentation significative du décalage entre la sortie des soies et le début de la croissance linéaire du grain. La biomasse de chaque fleur était, au début de la phase linéaire de remplissage du grain, plus importante chez les deux populations. Ces résultats montraient que la capacité de réserve sous stress avait peut-être été améliorée en laissant plus de temps pour la mise en place des réserves du grain avant que ne commencent les dépôts d'amidon. Le commencement du remplissage linéaire est le moment où l'avortement des grains du sommet de l'épi a généralement lieu. Ils observèrent en outre que la sélection pour la tolérance à la sécheresse améliorait le rendement grain de 7,5 pour cent par cycle sous faible niveau d'azote.

Les changements semblables observés chez le maïs tropical pour la croissance de l'épi après sélection pour la tolérance à la sécheresse ou aprés sélection au faible niveau d'azote ainsi que les gains de rendement chez les populations tolérantes à la sécheresse sous faible niveau d'azote, laissent supposer qu'un stress peut substituer l'environnement de sélection pour l'autre stress. Bänziger, Edmeades et Lafitte (1997) examinèrent cette possibilité en évaluant d'une part les variétés tolérantes à la sécheresse sous faible niveau d'azote et d'autre part les variétés sélectionnées sous faible niveau d'azote, en conditions sèches. Pour les quatre variétés qu'ils avaient sélectionnées pour la tolérance à la sécheresse à la floraison, le rendement grain sous faible niveau d'azote fut amélioré d'environ 100 kg/ha et par an. La sélection aboutit à une augmentation de la biomasse et

à une accumulation d'azote, à une sénescence retardée et à un raccourcissement de l'intervalle entre l'anthèse et la sortie des soies. Par contraste, les résultats de la population sélectionnée pour la tolérance au faible niveau d'azote furent mauvais en conditions sèches. Ce fait peut peut-être s'expliquer par une croissance de départ vigoureuse qui conduit à un épuisement plus rapide des réserves en eau du sol. Bien que l'idéotype tolérant à la sécheresse diffère significativement de celui utilisé pour la tolérance aux faibles niveaux d'azote, les deux approches conduisent à des changements dans la croissance de l'épi et dans la mise en place des réserves du grain. Ces résultats sont cohérents avec l'hypothèse selon laquelle le rendement potentiel et la stabilité de rendement des maïs tropicaux peuvent être améliorés en augmentant la distribution précoce de matière sèche vers l'épi.

Dans ces études, l'alimentation azotée était un facteur limitant du rendement de l'environnement concerné. L'approche traditionnelle pour augmenter l'efficacité de la sélection consiste généralement à appliquer de hauts niveaux d'azote dans les pépinières. Pour les environnements à faible niveau d'azote, l'utilisation de pépinières à fort niveau d'azote est une sélection indirecte pour les performances à faible niveau d'azote. L'efficacité de la sélection indirecte dépend des héritabilités du rendement dans l'environnement concerné et dans l'environnement de sélection, et de la corrélation génétique entre ces rendements. Bänziger, Betran et Lafitte (1997) estimèrent ces valeurs pour 15 répétitions de pépinières de maïs tropicaux sous forts et faibles niveaux d'azote. L'héritabilité du rendement, au sens large du terme, était environ 35 pour cent plus faible sous faible niveau d'azote que sous fort niveau d'azote. La corrélation génétique entre les rendements aux deux niveaux d'azote varia selon les environnements, et elle diminua avec l'aggravation du manque d'azote. Ils en conclurent que les pépinières avec un faible niveau d'azote étaient significativement plus efficaces pour créer des variétés tolérantes aux faibles niveaux d'azote pour les environnements où une réduction de rendement de 40 pour cent ou plus était due à un faible niveau d'azote. Dans beaucoup de régions tropicales, les rendements maïs des agriculteurs sont de l'ordre de 1,5 tonnes/ha, mais les parcelles expérimentales bien fertilisées peuvent produire plus de deux fois plus de grain. Pour les régions où ce décalage est largement dû à l'application d'azote, la sélection de variétés en pépinières avec faibles niveaux d'azote est appropriée.

Qu'en est-il du développement d'hybrides de maïs tolérant aux faibles niveaux d'azote pour les régions tropicales ? Cent lignées furent tirées au hasard du cultivar *Across 8328 BN*, qui avait été amélioré pendant cinq cycles de sélection pleins frères sous faible niveau d'azote. Les hybrides produits à partir de ces lignées étaient en moyenne plus tolérants à ce facteur limitant que la même population d'abord sélectionnée en pépinières avec un haut niveau d'azote (Edmeades *et al*., 1997a). Le rendement des *top-crosses* de la population améliorée sous faible niveau d'azote dépassait de 200 kg/ha ceux de la population améliorée conventionnellement aussi bien dans un champ bien fertilisé (rendement moyen: 6 tonnes/ha) que dans un champ où les performances étaient limitées par une faible disponibilité en azote (rendement moyen: 1,9 tonnes/ha). Ces résultats montrent que l'on peut créer les meilleurs hybrides pour le faible niveau d'azote en utilisant des parents tolérants les faibles niveaux de fertilités; on a observé des résultats semblables pour la tolérance à la sécheresse.

On s'est beaucoup intéressé à la possibilité d'évaluer les lignées directement, dans des pépinières à faible niveau d'azote, afin d'identifier celles qui seraient les meilleures en combinaison hybride pour les environnements à faible fertilité. On a eu recours à différentes approches pour aborder

ce problème (Lafitte et Edmeades, 1995b, et bibliographie citée dans ce document). Alors que des caractères tels que la hauteur de plante et la maturité mesurés chez les lignées S_2 et S_3 sous faible niveau d'azote étaient corrélés avec les mêmes caractères mesurés chez l'hybride, on n'a pas trouvé d'association entre les rendements des lignées et des hybrides sous faible fertilité.

Un certain nombre de programmes de sélection sont actuellement en cours dans les régions tropicales afin de répondre à la fois à la prise de conscience mondiale croissante des problèmes d'environnement résultant de la faible récupération d'azote et à l'existence d'une variabilité génétique utile pour améliorer les performances sous faible fertilisation azotée (King *et al.*, 1997; Santos *et al.*, 1997). Les résultats de ces programmes élargiront sans aucun doute notre compréhension des possibilités d'amélioration des rendements du maïs sous faible fertilisation azotée.

SOLS ACIDES

On a signalé chez le maïs tropical une variabilité génétique très importante pour la tolérance à l'acidité des sols. C'est au Brésil qu'a commencé, en 1975, la sélection pour l'amélioration du comportement en présence de ce stress (Magnavaca et Bahia-Filho, 1993). Les chercheurs trouvèrent que la saturation aluminique de 45 pour cent était celle qui permettait la meilleure discrimination de lignées combinant la tolérance avec un niveau de rendement acceptable. Ils incorporèrent dans le sol des pépinières les quantités de phosphore (P) nécessaires pour éviter de confondre la déficience en cet élément avec la toxicité aluminique. Pour les environnements qui nécessitaient un niveau très élevé de tolérance, le criblage aux champs pouvait être complété par l'évaluation des plantules cultivées dans une solution. Afin de maintenir le potentiel de rendement, on conduisit ce programme de sélection à la fois en sol acide et en sol fertile. On diffusa auprès des agriculteurs des variétés en pollinisations libres et des hybrides avec de meilleures performances dans les sols acides. Lima, Furlani et Miranda-Filho (1992) utilisèrent aussi des études de sélections divergentes pour confirmer que des progrès pouvaient être réalisés pour la sélection de variétés tolérantes à l'aluminium.

Des études génétiques sur la croissance du maïs en sol acide ont montré qu'un grand nombre de gènes paraissaient associés à la tolérance et que malgré d'importants effets de dominance, il existait une très forte variance génétique additive pour le rendement (Duque-Vargas *et al.*, 1994). La corrélation génotypique entre le rendement en grain en sol acide et le rendement en grain en sol fertile était de 0,3. Ce fait signifie que l'on doit mener la sélection à la fois en condition de stress et de non-stress pour identifier les génotypes tolérants aux sols acides et avec un bon rendement potentiel dans les sites fertiles. Rien n'indiquait dans ces études que la tolérance était associée à une baisse de rendement potentiel. L'héritabilité du rendement dans les sites acides était estimée à 36 pour cent. Pandey *et* al. (1994) signalèrent des augmentations moyennes de rendements de 4,7 à 8,1 pour cent par cycle chez cinq populations (145 à 250 kg/ha et par cycle) en utilisant un schéma de sélection récurrente de pleins frères en sols acides et fertiles.

Comme dans le cas des programmes de sélection pour la tolérance à la sécheresse et au faible niveau d'azote, une attention spéciale aux méthodes statistiques telles que les dispositifs de blocs incomplets et les moyennes glissantes et les analyses de covariance, permet d'améliorer la précision de l'estimation du rendement dans les pépinières en sol acide. Granados, Pandey et Ceballos (1993) obtinrent, avec un schéma de sélection épi-ligne modifié, des gains de rendement en sol acide de 2 pour cent par cycle et de 14 pour

cent avec un schéma de sélection pleins frères avec répétitions.

La faible disponibilité en phosphore est un autre facteur responsable des faibles rendements dans les sols acides. Le maïs présente une variabilité génétique pour la tolérance au faibles niveaux de P (da Silva et Gabelman, 1992). La corrélation entre les résultats du criblage en milieu de culture et ceux obtenus aux champs n'est pas bonne, peut-être parce que la fourniture par diffusion de P aux racines est, aux champs, limitée. Un système à diffusion limitée et libération lente de P semble prometteur. En 1992, da Silva, Gabelman et Coors, en utilisant un tel système, montrèrent que des effets génétiques additifs semblaient être responsables des différences génotypiques. Ces différences semblent être dues à des variations dans les quantités du phosphore absorbées par la culture plutôt qu'à des différences dans l'efficacité de l'utilisation de P dans le processus physiologique.

L'infestation par des mycorhizes est un autre facteur pouvant influer sur la capacité de la culture à récupérer du phosphore dans les environnements où P est limitant. Smith, Robson et Abbott (1992) montrèrent que la variation génétique du taux et de l'étendue de l'infestation pouvait influer sur les performances dans les sites faibles en P, mais qu'elle était sans action dans les pépinières normales, fertiles. Ce phénomène peut conduire à des interactions génotype x environnement inexpliquées et réduire l'efficacité de sélection. La sélection directe pour les caractères des racines ou pour l'absorption de P lorsqu'il n'y a pas de mycorhize, est incapable d'exploiter la variabilité de l'absorption liée à l'association avec le champignon. L'étude réalisée en 1984 par Toth, Page et Castleberry sur six lignées de maïs sélectionnées pour les concentrations faibles ou élevées de P dans leurs spathes est un bon exemple de l'importance potentielle des mycorhizes. Cultivées aux champs, les lignées faibles en P avaient des concentrations de cet élément dans leurs spathes de 0,17 à 0,23 pour cent et un taux de colonisation par les mycorhizes de 7 à 18 pour cent tandis que les lignées fortes en P en accumulaient de 0,50 à 0,77 pour cent dans leurs spathes et avaient un taux de colonisation de 20 à 24 pour cent. Quand on cultiva ces lignées en serre en l'absence de mycorhize, elles ne présentèrent aucune différence de concentration en phosphore. La précision de la sélection aux champs pour la tolérance au faible niveau de P pourrait être améliorée par une prise en compte réfléchie des mycorhizes.

TOLÉRANCE AUX TEMPÉRATURES ÉLEVÉES

Blum (1988) signala plusieurs méthodes originales utilisées pour améliorer les performances des maïs tempérés au stress causé par des températures élevées. Plus récemment Petolino *et al.* (1992) utilisèrent la pollinisation *in vitro* et incubèrent les épis à 28 ou 38°C. Ils évaluèrent, dans des conditions de température variant de 26 à 32°C à la floraison et au remplissage du grain, les plantes issues des grains qui avaient survécu aux deux traitements. Les descendances de la sélection à haute température produisirent plus de grains et présentèrent moins de verse. De la même façon, les températures élevées affectèrent moins la germination des grains de pollen des descendances sélectionnées.

Dans une autre étude réalisée avec des maïs tempérés, Frova *et al.* (1995) utilisèrent le pollen des panicules traitées au chaud (deux heures à 50°C) pour polliniser des lignées classées tolérantes ou sensibles à la chaleur sur la base de la stabilité de leurs membranes cellulaires. Pour tester la stabilité des membranes cellulaires, on expose des segments de feuilles à des températures élevées et la mesure de la quantité de soluté qui s'échappe de la feuille représente les changements de conductivité de la solution

(Blum, 1988). Il y eut un effet direct de la sélection sur la vigueur du pollen et les descendances sélectionnées à haute température synthétisèrent plus de protéines de choc de chaleur sous stress. Il n'y eut aucun effet de la sélection sur la stabilité des membranes cellulaires ou sur la croissance du tube pollinique.

Ce type de sélection pourrait être utile dans les régions où le maïs tropical est exposé à des températures élevées à la floraison. Toutefois, les plantes s'acclimatent aux températures élevées aux champs et les maïs tropicaux, dans la plupart des environnements, peuvent ne pas souffrir des températures élevées à la floraison. Il peut être plus utile de stabiliser la vitesse de développement de la plante pour une série de températures variées, de telle sorte que la maturité ne soit pas accélérée les années anormalement chaudes et que la culture soit capable d'atteindre son plein potentiel chaque saison. Blum (1988) a signalé une variabilité génétique pour la sensibilité du développement à la température chez le blé.

TOLÉRANCE AU FROID

On a utilisé, avec plus ou moins de succès, beaucoup d'approches différentes pour améliorer la tolérance au froid du maïs (Miedema, 1982). Dans les hautes terres tropicales, on réalise facilement la sélection pour la tolérance au froid du maïs simplement par sélection aux champs dans l'environnement approprié. On a moins eu besoin d'améliorer la tolérance au froid dans les basses terres tropicales. On a réussi, par introgression de germplasm tempéré dans les populations des basses terres, à étendre la gamme des températures sous lesquelles la culture se comporte bien pour les environnements de moyenne altitude qui pourraient subir des températures basses.

Dans les régions où l'on cultive le maïs en hiver, les basses températures peuvent causer des photo-inhibitions de la photosynthèse qui diminuent l'efficacité de conversion des radiations interceptées. Dolstra *et al.* (1994) signalèrent la sélection de lignées de maïs tempérées pour la tolérance des disques de feuilles aux conditions photo-inhibitoires (7°C avec un niveau élevé de 1000 ¼mol/m²/sec) par fluorescence chlorophyllienne. Ils trouvèrent que les lignées sélectionnées étaient significativement différentes pour leur niveau de photo-inhibition. Cette approche pourrait être utile pour l'identification de génotypes résistants, au cas où la photo-inhibition serait un problème dans l'environnement considéré.

TOLÉRANCE AUX EXCÈS D'HUMIDITÉ

On a observé chez le maïs tropical une variation génétique très importante pour la tolérance à l'inondation. Le problème méthodologique majeur pour la sélection aux champs est que la réponse de la culture à l'anoxie varie énormément selon le stade de développement de la plante, et selon la température et les conditions de radiation au moment où le stress se produit. On peut surmonter ce problème au stade plantule en conduisant la sélection sous serre en conditions reproductibles. Dans une telle étude, on trouve peu de variabilité génétique pour la tolérance à l'inondation entre des variétés tempérées. Les génotypes tropicaux montrèrent plus de variabilité que les génotypes tempérés; neuf nouveaux germplasms, qui survécurent à cinq ou six jours d'inondation à 27°C, présentèrent un niveau élevé de tolérance (Lemke-Keyes et Sachs, 1996). Les croisements entre ces germplasms tolérants et des lignées normales, sensibles à l'inondation, montrèrent que la tolérance à l'anoxie était dominante et gouvernée par un ou deux gènes (Sachs, Subbaiah.et Saab, 1996). Quelques 20 gènes, y compris un gène associé à la formation d'aerenchyme dans les tissus submergés, s'expriment ensemble chez le maïs inondé. Il existe plusieurs programmes en cours en Inde et au Brésil pour l'amélioration de populations de maïs tropicaux à la tolérance à l'inondation.

BIBLIOGRAPHIE

Aloni, R. & Griffith, M. 1991. Xylem in the root:shoot junction of cereals. *Planta*, 184: 123-129.

Bänziger, M., Betran, J. & Lafitte, H.R. 1997. Breeding tropical maize for low N environments. I. Spill-over effects from high N selection environments to low N target environments. *Crop Sci.* (submitted)

Bänziger, M., Edmeades, G.O. & Lafitte, H.R. 1997. Selection for tolerance to mid-season drought stress in tropical maize leads to specific adaptation to nitrogen-stress environments. *Crop Sci.* (submitted)

Bänziger, M., Edmeades, G.O. & Quarrie, S. 1997. Drought stress at seedling stage: are there genetic solutions? *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Bänziger, M. & Lafitte, H.R. 1997a Breeding low N environments: how useful are low N selection environments and secondary traits? *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Bänziger, M. & Lafitte, H.R. 1997b. Breeding tropical maize for low N environments. II. The value of secondary traits for improving selection gains under low N. *Crop Sci.* (submitted)

Bänziger, M., Lafitte, H.R. & Edmeades G.O. 1995. Intergenotypic competition during evaluation of maize progenies under limited and adequate N supply. *Field Crops Res.*, 44: 25-31.

Barreto, H., Edmeades, G.O., Chapman, S. & Crossa, J. 1997. PC-Based system for using alpha lattice designs in plant breeding and agronomy. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Miekelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Blum, A. 1988. *Plant breeding for stress environments.* Boca Raton, FL, USA, CRC Press. 222 pp.

Bolaños, J. & Edmeades, G.O. 1991. Value of selection for osmotic potential in lowland tropical maize. *Agron. J.*, 83: 948-956.

Bolaños, J. & Edmeades, G.O. 1993. Eight cycles of selection for drought tolerance in lowland tropical maize. I. Responses in grain yield, biomass, and radiation utilization. *Field Crops Res.*, 31: 233-252.

Bos, I. & Caligari, P. 1995. *Selection methods in plant breeding.* New York, NY, USA, Chapman and Hall. 347 pp.

Byrne, P.F., Bolaños, J., Edmeades, G.O. & Eaton, D.L. 1995. Gains from selection under drought versus multilocation testing in related tropical maize populations. *Crop Sci.*, 35: 63-69.

Castleberry, R.M. & Lerette, R.J. 1979. Latente, a new type of drought tolerance? *In* H.D. Loden & D. Wilkinson, eds. *Proc. 34th Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.*, Chicago, Illinois, 11-13 Dec. 1979, p. 46-56. Washington, DC, ASTA.

Castro, V., Daynard, T.B. & Thurtell, G.W. 1997. Studies on the root and shoot water relations of two maize genotypes. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Chimenti, C., Cantagallo, J. & Guevara, E. 1997. Osmotic adjustment in maize: genetic variation in association with water uptake. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

da Silva, A.E. & Gabelman, W.H. 1992. Screening maize inbred lines for tolerance to low-P stress condition. *Plant & Soil,* 146: 181-187.

da Silva, A.E., Gabelman, W.H. & Coors, J.G. 1992. Inheritance studies of low-P tolerance in maize (*Zea mays* L.) grown in a sand-alumina culture medium. *Plant & Soil,* 146: 189-197.

Dolstra, O., Haalstra, S.R., van der Putten, P.E.L. & Schapendonk, A.H.C.M. 1994. Genetic variation for resistance to low-temperature photoinhibition of photosynthesis in maize. *Euphytica,* 80: 85-93.

Duque-Vargas, J., Pandey, S., Granados, G., Ceballos, H. & Knapp, E. 1994. Inheritance of tolerance to soil acidity in tropical maize. *Crop Sci.,* 34: 50-54.

Eagles, H.A. & Lothrop, J.E. 1994. Highland maize from Central Mexico – Its origin, characteristics, and use in breeding programs. *Crop Sci.,* 34: 11-19.

Edmeades, G.O., Bänziger, M., Cortés C., M., Ortega C., A., & Elings, A. 1997a. From stress-tolerant populations to hybrids: the role of source germplasm. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Edmeades, G.O., Bänziger, M., Mickelson, H. & Peña-Valdivia, C. 1997b. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Edmeades, G.O., Bolaños, J., Bänziger, M., Chapman, S.C., Ortega C., A., Lafitte, H.R., Fischer, K.S. & Pandey, S. 1997c. Recurrent selection under managed drought stress improves grain yields in tropical maize. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Edmeades, G.O., Bolaños, J. & Lafitte, H.R. 1992. Progress in breeding for drought tolerance in maize. *In* D. Wilkinson, ed. *Proc. 47th Ann. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.,* Chicago, Illinois, Dec. 1992, p. 93-111. Washington, DC, ASTA.

Edmeades, G.O. & Lafitte, H.R. 1993. Defoliation and plant density effects on maize selected for reduced plant height. *Agron. J.,* 85: 850-857.

Falconer, D.S. 1989. *Introduction to quantitative genetics,* 3rd ed. London, Longman.

Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Johnson, E.C. 1989. Selection for the improvement of maize yields under water deficits. *Field Crops Res.,* 22: 227-243.

Fischer, K.S. & Palmer, A.F.E. 1984. Tropical maize. *In* P.R. Goldsworthy & N.M. Fisher, eds. *The physiology of tropical field crops,* p. 231-248. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Frova, C., Portaluppi, P., Villa, M. & Sari-Gorla, M. 1995. Sporophytic and gametophytic components of thermotolerance affected by pollen selection. *J. Hered.,* 86: 50-54.

Granados, G., Pandey, S. & Ceballos, H. 1993. Response to selection for

tolerance to acid soils in a tropical maize population. *Crop Sci.*, 33: 936-940.

Johnson, E.C., Fischer, K.S., Edmeades, G.O. & Palmer, A.F.E. 1986. Recurrent selection for reduced plant height in tropical maize. *Crop Sci.*, 26: 253-260.

Jones, H.G. 1993. Drought tolerance and water-use efficiency. *In* J.A.C. Smith & H. Griffiths, eds. *Water deficits – plant responses from cell to community,* p. 109-203. Oxford, UK, BIOS Scientific Publishers.

Kitbamroong, C. & Chantachume, Y. 1993. Corn improvement for drought tolerance. *In* G. Kuo, ed. *Adaptation of Food Crops to Temperature and Water Stress. Proc. Int. Symp.*, Taiwan, 13-18 Aug. 1992, p. 354-359. Taipei, Taiwan, Province of China, Asian Vegetable Research and Development Center.

Kling, J.G., Heuberger, H.T., Oikeh, S., Akintoye, H.A. & Horst, W.J. 1997. Potential for developing nitrogen use efficient maize for low input agricultural systems in the moist savannas of Africa. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Lafitte, H.R., Bänziger, M. & Edmeades, G.O. 1997. Maize population improvement for low soil nitrogen. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Lafitte, H.R. & Edmeades, G.O. 1994. Improvement for tolerance to low soil nitrogen in tropical maize. II. Grain yield, biomass accumulation, and N accumulation. *Field Crops Res.*, 39: 15-25.

Lafitte, H.R. & Edmeades, G.O. 1995a. Stress tolerance in tropical maize is linked to constitutive changes in ear growth characteristics. *Crop Sci.*, 35: 820-826.

Lafitte, H.R. & Edmeades, G.O. 1995b. Association between traits in tropical maize inbred lines and their hybrids under high and low soil nitrogen. *Maydica,* 40: 259-267.

Lemke-Keyes, C.A. & Sachs, M.M. 1989. Genetic variation for seedling tolerance to anaerobic stress in maize germplasm. *Maydica,* 34: 329-337.

Lima, M., Furlani, P.R. & Miranda-Filho, J.B. 1992. Divergent selection for aluminum tolerance in a maize (*Zea mays* L.) population. *Maydica,* 37: 123-132.

Ludlow, M.M. & Muchow, R.C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments. *Adv. Agron.*, 43: 107-153.

Magnavaca, R. & Bahía-Filho, A.F.C. 1993. Success in maize acid soil tolerance. In *Proc. Workshop on Adaptation of Plants to Soil Stresses,* University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, 1-4 Aug. 1993, p. 209-220. Lincoln, NE, USA, INTSORMIL.

Miedema, P. 1982. The effects of low temperature on *Zea mays. Adv. Agron.*, 35: 93-129.

Muruli, B.I. & Paulsen, G.M. 1981. Improvement for nitrogen use efficiency and its relationship to other traits in maize. *Maydica,* 26: 63-73.

Pandey, S., Ceballos, H., Granados, G. & Knapp, E. 1994. Developing maize that tolerates aluminum toxic soils. *In* G.O. Edmeades & J.A. Deutsch, eds. *Stress tolerance breeding: maize that resists insects, drought, low nitrogen, and acid soils,* p. 85-92. Mexico, DF, CIMMYT.

Passioura, J.B. 1994. The yield of crops in relation to drought. *In* K.J. Boote, J.M. Bennett, T.R. Sinclair & G.M. Paulsen, eds. *Physiology and determination of crop yield*, p. 343-359. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Petolino, J.F., Cowen, N.M., Thompson, S.A. & Mitchell, J.C. 1992. Gamete selection for heat stress tolerance in maize. *In* E. Ottaviano, D.L. Mulcahy, M. Sara-Gorla & G.B. Mulcahy, eds. *Angiosperm pollen and ovules*, p. 355-358. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Rahman, H., Wicks, Z.W., Schumacher, T.E. & Swati, Z.A. 1994a. Synthesis of maize populations based on seedling root indices. I. Response to different levels of water stress. *J. Genet. Breed.*, 48: 237-244.

Rahman, H., Wicks, Z.W., Schumacher, T.E. & Swati, Z.A. 1994b. Synthesis of maize populations based on seedling root indices. II. Field evaluations for yield and related traits. *J. Genet. Breed.*, 48: 245-252.

Sachs, M.M., Subbaiah, C.C. & Saab, I.N. 1996. Anaerobic gene expression and flooding tolerance in maize. *J. Exp. Bot.*, 47: 1-15.

Santos, M.X., Lópes, M.A., Coelho, A.M., Guimaraes, P.E.O., Parentoni, S.N., Gama, E.E.G. & Franca, G.E. 1997. Drought and low N status limiting maize production in Brazil. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Sibale, E.M. & Smith, M.E. 1997. Relation between secondary traits and grain yield of maize grown in low nitrogen soils in Malawi. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Smith, S.E., Robson, A.D. & Abbott, L.K. 1992. The involvement of mycorrhizae in assessment of genetically dependent efficiency of nutrient uptake and use. *Plant & Soil*, 146: 169-179.

Tollenaar, M., McCullough, D.E. & Dwyer, L.M. 1993. Physiological basis of the genetic improvement of corn. *In* G.A. Slafer, ed. *Genetic improvement of field crops*, p. 183-236. New York, NY, USA, M. Dekker.

Toth, P., Page, T. & Castleberry, R. 1984. Differences in mycorrhizal colonization of maize selections for high and low ear leaf phosphorus. *Crop Sci.*, 24: 994-996.

van Beem, J. & Smith, M.E. 1997. Variation in nitrogen use efficiency and root system size in temperate maize genotypes. *In* G.O. Edmeades, M. Bänziger, H.R. Mickelson & C.B. Peña-Valdivia, eds. *Developing Drought and Low-Nitrogen Tolerant Maize. Proc. of a Symp.*, CIMMYT, El Batan, Mexico, 25-29 Mar. 1996. Mexico, DF, CIMMYT.

Sélection du maïs à desseins particuliers

R.L Paliwal

Nous avons présenté dans le chapitre «Types de maïs» plusieurs types de maïs à valeur ajoutée intéressante, répondant à des utilisations particulières. Nous décrirons dans ce chapitre les méthodes de sélection pour le développement et l'amélioration de ces maïs.

MAÏS AVEC PROTÉINES DE QUALITÉ

On sait depuis un certain temps que la qualité des protéines du maïs est relativement mauvaise. En effet, on découvrit en 1914 que la zéine du maïs était pratiquement dépourvue de lysine et de tryptophane. Très tôt, quelques tentatives heureuses permirent d'augmenter le contenu protéique du maïs. L'exemple classique est celui du travail de sélection à long terme pour l'amélioration des teneurs en protéine, mené à la Station expérimentale d'agriculture de l'Illinois. Après 70 cycles de sélection, le contenu protéique du grain augmenta de 10,9 pour cent à 26,6 pour cent (Dudley, Lambert et Alexander, 1974). La limite de sélection pour des teneurs encore plus élevées n'a pas été atteinte, mais il existait une corrélation négative entre le rendement en grains et la teneur en protéine du grain. Toutefois, comme on s'y attendait, l'augmentation du pourcentage de la teneur en protéine ne correspondit pas à une augmentation proportionnelle de la valeur nutritive du maïs (Poehlman, 1987). La découverte, par Mertz, Bates et Nelson (1964), de l'effet chimique du mutant *opaque-2* (*o2*) sur la composition de la protéine du maïs par l'augmentation des contenus de lysine et de tryptophane de l'endosperme conduisit à un renouveau d'intérêt et d'effort pour l'amélioration nutritionnelle de la qualité des protéines du maïs. Le transfert du gène *o2* vers des maïs normaux fut facile. Le transfert se fit par croisement du maïs normal avec le mutant *opaque-2* et par sélection phénotypique des grains opaques. L'augmentation de la teneur en lysine et tryptophane de l'endosperme fut importante et, de ce fait, améliora la qualité nutritionnelle du maïs. Toutefois, le gène *o2* apporta avec lui certains défauts inhérents à son phénotype: (i) texture de l'endosperme tendre et apparence désagréable du grain opaque; (ii) sensibilité accrue aux champignons de l'épi et aux dégâts d'insectes aux champs et en cours de stockage; (iii) humidité du grain plus élevée à la récolte; (iv) péricarpe plus épais et mauvaise germination des semences; et (v) en général, rendement plus faible (Vasal *et al.*, 1980; Villegas, Vasal et Bjarnason, 1992; Bjarnason et Vasal, 1992; Magnavaca *et al.*, 1993; Vasal, 1994). Des chercheurs tentèrent plusieurs approches alternatives pour améliorer la qualité protéique en tenant compte des problèmes mentionnés ci-dessus (Vasal, 1994). Ces approches étaient: (i) la recherche de nouveaux mutants de meilleure qualité; (ii) la modification du rapport germe/endosperme; (iii) l'augmentation de la teneur en lysine des populations de maïs normaux par sélection récurrente; (iv) les combinaisons de doubles mutations telles que *opaque-2* et *floury-2* ou *opaque-2* et *sugary-2;* et (v) la sélection récurrente de maïs avec des couches d'alcurone multiples. Ces procédés de sélection permirent d'éliminer les problèmes de qualité du grain associés avec le gène *o2*, mais ils ne permirent pas, dans certains cas, de résoudre le problème du faible rendement. L'amélioration de la qualité des protéines était moins spectaculaire dans le

cas de la combinaison de deux mutants que dans le cas de l'utilisation du gène mutant *o2* seul.

Les scientifiques du maïs du CIMMYT au Mexique mirent au point des méthodes pour combiner l'interaction du gène *o2* et de modificateurs génétiques afin de créer des germplasms de maïs avec protéines de qualité (MPQ) et endosperme dur (Vasal *et al.*, 1980; Bjarnason et Vasal, 1992; Villegas, Vasal et Bjarnason, 1992; Vasal, 1994). Certaines recherches initiales avec *opaque*-2 et *floury*-2 avaient montré que dans certains environnements génétiques le phénotype tendre du mutant *floury* était modifié et que quelques parties de l'endosperme étaient plus vitreuses que d'autres (Asnani, 1970). Les gènes responsables d'un tel changement dans l'apparence de l'endosperme furent appelés gènes modificateurs d'*opaque-2*. L'accumulation de ces gènes modificateurs dans l'environnement d'*opaque-2* fut à l'origine de la création de germplasms de MPQ avec endosperme dur à aspect normal, permettant de conserver les effets bénéfiques du gène *o2* sur la qualité des protéines tout en éliminant la plupart des caractères correspondants indésirables. Les références bibliographiques mentionnées ci-dessus décrivent les méthodes détaillées de sélection et d'analyses chimiques utilisées. Le procédé consiste à combiner le gène mutant *o2* avec les modificateurs appropriés par *back-crosses* (croisements en retour) et sélection récurrente pendant plusieurs cycles avec des analyses chimiques pour un contrôle constant de la teneur élevée en lysine des protéines de l'endosperme, jusqu'à l'accumulation du nombre désiré de gènes modificateurs. La plupart des défauts associés au gène *o2* furent réduits ou éliminés afin de ne plus être nuisibles à la culture des germplasms de MPQ. Le rendement fut lui aussi amélioré, il était de même niveau que celui des variétés normales tout en conservant la qualité des protéines (Bjarnason et Vasal, 1992; Villegas, Vasal et Bjarnason, 1992; Vasal, 1994). Magnavaca *et al.* (1989,1993), Gevers et Lake (1992), Bockholt et Roney (1992), signalèrent avoir obtenu des résultats semblables de développement de germplasms de maïs avec des protéines de qualité et des rendements comparables à ceux des maïs normaux. Bjarnason et Vasal (1992), Maganvaca *et al.* (1989), et Vasal (1994) indiquèrent qu'ils avaient développé des pools de gènes, des populations et des variétés en pollinisation libre pour diverses adaptations, ainsi que des lignées avec de bonnes aptitudes à la combinaison pour la production d'hybrides MPQ, qui pouvaient stimuler la culture du maïs avec protéines de qualité. Pixley et Bjarnason (1993) rapportèrent les résultats de trois essais diallèles à partir de 28 lignées de MPQ issues de cinq populations MPQ. Les rendements moyens en grains des meilleurs hybrides MPQ de cet essai surpassèrent de 14 pour cent ceux des meilleurs maïs normaux témoins. La concentration du grain en tryptophane augmenta de 48 pour cent et la teneur en protéine de 60 pour cent. Ils recommandèrent d'utiliser des lignées ayant une bonne aptitude générale à la combinaison pour l'obtention d'hybrides MPQ de haut niveau. Hohis *et al.* (1996) décrivirent le mécanisme génétique contrôlant les modifications de l'endosperme de 12 lignées de maïs *opaque-2*. Ils trouvèrent qu'une bonne aptitude générale à la combinaison pour la vitrosité et la dureté du grain était corrélée positivement avec l'accumulation de gènes dominants modificateurs du grain. Ces lignées manifestèrent un potentiel génétique suffisant pour être utilisées dans un programme de sélection d'hybrides MPQ. Vietmeyer (1988) publia, à partir du rapport de la commission *ad hoc* du Comité consultatif sur les innovations technologiques du Conseil scientifique et technique, Conseil national de la recherche des Etats-Unis, un petit livre intitulé *Quality protein maize*. Ce document est une bonne source d'information sur les divers aspects du développement des MPQ, leurs qualités nutritionnelles et leurs utilisations dans les différentes parties du monde.

On a mené la recherche sur le développement d'endosperme dur de MPQ sans comprendre totalement les mécanismes de modifications de l'endosperme. A l'heure actuelle on cherche à comprendre comment se produit la modification de l'endosperme. Les futures avancées des MPQ dépendront des progrès du déchiffrage génétique, biochimique et moléculaire du mécanisme des modifications du gène *opaque-2* (Lopes et Larkins, 1991; Magnavaca *et al.*, 1993). On sait maintenant que le MPQ ne contient pas de protéine de stockage modifiée pour le codage de la lysine. L'augmentation de la teneur en gamma-zéine des génotypes de MPQ conduit à une augmentation importante du contenu en acides aminés tels que la proline, la cystine et l'histidine; elle peut aussi avoir une action sur la structure et la dureté de l'endosperme (Lopes et Larkins, 1991). En 1995, Lopes, Takasaki et Larkins mirent en évidence les actions et les localisations des gènes modificateurs *o2*. Lopes et Larkins (1995) et Moro *et al.* (1995) étudièrent le changement qui est à l'origine responsable de l'augmentation de la teneur en lysine chez les mutants *o2;* ces études devraient accélérer les efforts de sélection pour une amélioration de la qualité nutritive du maïs. On identifia un nouveau mutant opaque, *o15*, qui correspond à l'un des gènes modificateurs *o2*. Le travail de base actuellement en cours concernant l'analyse RFLP des populations en ségrégation pour la dureté de l'endosperme, l'isolation et la caractérisation des gènes modificateurs, la carte RFLP des gènes modificateurs et leur étiquetage par des éléments transposables facilitera la modification des germplasms élites et des lignées par le contrôle du transfert des gènes modifiés grâce aux preuves RFLP qui leur sont associées (Magnavaca *et al.*, 1993; Kata *et al.*, 1994). Ces technologies pourraient accélérer la sélection de germplasms de MPQ et les rendre ainsi plus compétitifs avec les gerplasms normaux. Habben *et al.* (1995), Clore, Dannenhoffer et Larkins (1996), signalèrent que le facteur d'élongation 1x' (EF-1x) est beaucoup plus abondant dans l'endosperme *opaque-2* que dans celui de type normal et que la corrélation entre la concentration en EF-1x et la teneur totale en lysine de l'endosperme est hautement significative. On a trouvé des relations semblables chez le sorgho et l'orge. Il semble que la sélection génétique de génotypes à forte concentration en EF-1x pourrait améliorer considérablement les qualités nutritives du maïs ainsi que celles d'autres céréales (Habben *et al.*, 1995). Il existe une preuve supplémentaire montrant que la qualité protéique du maïs pourrait être améliorée par l'utilisation de gènes autres que le gène *opaque-2* ou par le recours au maïs transgénique avec des gènes de certaines bactéries. La réussite d'un tel procédé rendrait le développement de MPQ beaucoup plus facile et plus rapide. Caimi *et al.* (1996) signalèrent le transfert au maïs du gène *SacB* de *Bacillus amyloliquefaciens*. Le transfert de la protéine de *SacB* aux vacuoles de l'endosperme aboutit à l'accumulation de fructan à poids moléculaire élevé (un polymère du fructose) dans les grains mûrs sans que l'on puisse détecter d'effet sur le développement du grain et sur sa germination. Les enzymes aspartate kinase (AK) et dihydrodipicolinate (DHPS) jouent un rôle majeur dans la régulation du niveau d'accumulation de la lysine dans les cellules des plantes pendant la biosynthèse de cet acide aminé. Bittel *et al.* (1996) isolèrent le clone cDNA pour la DHPS du maïs et le modifièrent pour coder une DHPS beaucoup moins sensible à l'inhibition de la lysine. Bittel *et al.* (1996) transférèrent le cDNA DHPS altéré à une culture de cellules de maïs en suspension afin d'étudier ses effets sur l'activité de la DHPS et sur l'accumulation de lysine. De tels mécanismes de surproduction de lysine et de production de protéines par ingénierie génétique qui accroissent le niveau de lysine et de méthionine ont ouvert de nouvelles voies à l'augmentation du niveau de ces acides aminés chez le maïs et à l'amélioration de la valeur nutritionnelle de ses protéines.

MAÏS À GRAINS DOUX (MGD)

Le maïs à grains doux est un légume très populaire qui est consommé de différentes façons (voir chapitre «Utilisation du maïs»). Ce type de maïs est, à l'heure actuelle, principalement limité aux régions tempérées pour lesquelles des variétés améliorées et des hybrides ont été développés. La culture du MGD est, dans les environnements tropicaux, limitée à Hawaii aux Etats-Unis et aux pays de l'Asie du Sud-Est, en particulier la Thaïlande et la Malaisie. Les types de maïs à grains doux sont certainement, comme tous les autres maïs, originaires des régions tropicales. La race *Chullpi* avec endosperme de type *su* existait en Amérique centrale et en Amérique du Sud à l'ère précolombienne; elle est décrite comme un ancêtre de tous les maïs à grains doux (Goodman et Brown, 1988). Wellhausen, Roberts et Hernandez (1952) pensent que la race à grains doux du Mexique *Maize Dulce* est elle aussi d'origine précolombienne. Malgré sa présence à travers toute l'Amérique latine, le maïs à grains doux n'y était consommé ni grillé ni bouilli (Tracy, 1994). Les relations de ces races de maïs à grains doux avec le maïs doux cultivé aux Etats-Unis ne sont pas très claires. Galinat (1971) et Mangelsdorf (1974) furent parmi les adeptes de la théorie selon laquelle les types de maïs doux américains descendaient de *Maíz Dulce*. Edwin (1951) fut un fervent partisan de l'origine indépendante du maïs doux cultivé aux Etats-Unis. Il croyait qu'il était le résultat d'une mutation relativement récente. La plupart des variétés de maïs à grains doux cultivées aujourd'hui et dans le passé dans les environnements tempérés et tropicaux fut développée en croisant les mutants sucrés avec des variétés adaptées de types cireux. Aussi n'est-il pas certain que les races à grains doux du Mexique et de l'Amérique latine aient à jouer un rôle dans le développement des variétés de maïs légume à grains doux destinées aux environnements tropicaux.

Boyer et Shannon (1984) étudièrent quatorze types de mutants d'endospermes différents pour la synthèse de l'amidon et l'accumulation de sucre dans le grain de maïs, utilisés pour le développement de variétés de maïs à grains doux. Huit de ces types de mutants ont été utilisés pour le développement de variétés qui ont été ou sont encore utilisées commercialement (Tracy, 1994). Les types de maïs à grains doux les plus communément utilisés sont basés sur quatre gènes mutants différents qui sont décrits ci-dessous.

Sugary 1 (*su1*) présente des grains translucides ridés. Ce gène n'entraîne pas des niveaux de sucre exceptionnellement élevés dans le grain. Il est responsable d'une augmentation importante de la teneur en phytoglycogène ou polysaccharides solubles dans l'eau, qui donne à l'endosperme des épis verts des variétés *su* une texture onctueuse et crémeuse au moment de la récolte. En raison de l'apparition des types de grains extra-doux, l'utilisation de *su1* est actuellement en baisse (Tracy, 1994). Dans les environnements tropicaux, les types *su* perdent rapidement leur qualité en raison des températures élevées et des fortes humidités. Ils sont en outre très sensibles aux maladies. Aussi, ne considère-t-on pas que ce type de mutant convienne pour le développement de variétés de maïs à grains doux pour les régions tropicales (Brewbaker, 1996).

Le gène de renforcement du sucre (*sugary enhancer, se*) en combinaison avec le gène *su* entraîne une teneur en sucre très élevée, semblable à celles des types double-doux et extra-doux. On utilise les types *su-se* uniquement dans les régions tempérées. Cette combinaison ne convient pas aux régions tropicales pour les mêmes raisons que pour les types *su;* de plus, les types *se* sont beaucoup trop sensibles à la pourriture de l'épi et du grain pour être cultivés sous les tropiques (Brewbaker, 1996).

Les types de grains de maïs extra-doux avec le gène *shrunken-2* (*sh2*) ou le gène *brittle-1*

(*bt1*) sont de plus en plus utilisés. Ils ont des grains opaques et ridés avec une teneur faible en amidon. Ces mutants accumulent le sucre au détriment de l'amidon et le contenu en hydrate de carbone du grain mature est particulièrement bas (Boyer et Shannon, 1984; Nelson, 1980). A l'heure actuelle, le type *shrunken-2* représente, dans les régions tempérées, le deuxième groupe le plus cultivé après les maïs à grains doux de types *su*. Chez les types *su*, la teneur maximum en sucre est atteinte 18 à 20 jours après la pollinisation. Vingt-huit jours après la pollinisation, le contenu en sucre peut avoir baissé de 50 pour cent. Aussi les périodes de récolte et d'utilisation sont-elles très courtes pour les types *su*. Les types *sh2* et *bt1* ont une teneur très élevée en saccharose au moment de la récolte des épis verts qui a lieu 18 à 20 jours après la pollinisation. Vingt-huit jours après la pollinisation, les types *sh2* et *bt1* ont encore une teneur en sucre double par rapport à celle des types *su*, récoltés 18 à 20 jours après la pollinisation (Tracy, 1994). Ceci permet d'étaler significativement la période de récolte des types *sh2* et *bt1*. Les deux types *sh2* et *bt1* sont généralement utilisés pour le développement de maïs à grains doux à Hawaii aux Etats-Unis et en Thaïlande. Le manque d'énergie des semences et la mauvaise germination qui en résulte représentent de sérieux handicaps.

Sources de germplasms pour le développement et l'amélioration des maïs à grains doux

Les ressources génétiques pour le maïs tropical à grains doux sont, dans l'ensemble, très limitées. Les germplasms tempérés, variétés, lignées et hybrides avec les gènes *su*, *sh2* et *bt1* sont disponibles et peuvent être utilisés comme sources de grains doux. Brewbaker (1971), (1977) et Brewbaker et Banafunzi (1975) insistèrent sur la nécessité d'utiliser des sources de germplasm tropicales pour le développement des variétés de maïs à grains doux pour les tropiques, car les germplasms de maïs à grains doux tempéré ne possèdent pas de résistances aux ravageurs ni de tolérances aux stress nécessaires pour survivre dans les conditions tropicales. Les gènes *su*, *sh2* et *bt1* sont disponibles chez quelques variétés tropicales, lignées et hybrides et peuvent être utilisés comme sources de gènes doux pour l'amélioration du maïs à grains doux en milieu tropical (Brewbaker, 1977, 1996). Tracy (1990) étudia cinq populations de maïs tropicaux quant à leur utilisation pour l'amélioration de la qualité aux champs de germplasm tempéré avec le gène *su*. Le germplasm *su* croisé avec la population mexicaine dentée présentait les meilleures qualités agronomiques. Il suggéra que les populations mexicaines dentées et caribéennes cornées puissent être utiles pour le développement et l'amélioration de germplasms de maïs à grains doux. L'épaisseur du péricarpe est un caractère très important chez les maïs à grains doux. La plupart des variétés tempérées de maïs doux sont soigneusement sélectionnées pour la tendreté et ont un péricarpe dont l'épaisseur est comprise entre 40 et 60 µm, tandis que les germplasms de maïs non doux présentent une variation importante pour l'épaisseur du péricarpe (Tracy et Galinat, 1987; Tracy, 1994). Il est important de sélectionner des germplasms à péricarpe fin pour la conversion en type à grains doux.

Sélection des variétés et des hybrides de maïs à grains doux

On a beaucoup utilisé les rétro-croisements pour le développement et l'amélioration des germplasms de maïs à grains doux. Cela consiste à rétro-croiser un endosperme mutant du type recherché (*su*, *sh2* ou *bt1*) avec une une variété locale, une population élite, une variété ou une lignée, puis à autoféconder la génération issue du rétro-croisement pour détecter la présence de l'allèle désiré et simultanément à la croiser avec le parent récurrent. On doit maintenir une pression de sélection suffisante pendant les rétros-

croisements afin d'obtenir des germplasms de maïs à grains doux présentant des performances acceptables. On peut utiliser un schéma de sélection récurrente approprié pour améliorer une population de maïs à grains doux nouvellement créée ou une population exotique introduite. On peut utiliser un programme de sélection pedigree pour le développement de lignées qui serviront à la production d'hybrides. En plus des caractères agronomiques généraux normalement pris en compte dans tous les programmes d'amélioration du maïs on doit, dans le cas du maïs à grains doux, prêter une attention toute particulière aux caractères suivants: (i) résistance aux maladies et aux insectes car les maïs à grains doux sont particulièrement sensibles á la pourriture de la tige et de l'épi; (ii) résistance aux maladies foliaires et aux foreurs de l'épi (le consommateur n'accepte pas les dégâts d'insectes sur les épis); (iii) qualité et vigueur des semences (les semences de *shrunken-2* et *brittle-1* ont une vigueur particuliérement faible); et (iv) qualités gustatives et caractéristiques pour le stockage et la mise en boite (Tracy, 1994). Brewbaker (1977) décrivit le processus utilisé pour le développement de *Hawaiian extra-sweet #9*, variété qui connut beaucoup de succès dans les régions tropicales. Lee (1988) fit un rapport sur le développement et l'amélioration des variétés de maïs à grains doux en Malaisie. On importa, en 1981, une variété extra-douce avec le géne *sh-2*. Après une amélioration intra-population, on diffusa en 1986 des variétés localement adaptées pour la culture. Plus tard, on introduisit d'Hawaii des variétés avec les gènes *bt1* et *bt2*, on les croisa avec des germplasms localement adaptés dans le but d'obtenir des variétés avec des grains extra-doux localement adaptées. En Thaïlande, on utilisa la combinaison *su1* x *wx* pour le développement de variétés à grains doux glutineux. On introduisit aussi des variétés en pollinisation libre avec le gène *sh2*. On améliora ces populations par autofécondation des descendances et on utilisa les lignées pour produire des *top-crosses* et des hybrides simples de maïs à grains doux (Tavat Lavapaurya, 1996, communication personnelle).

MAÏS NORMAL (NON DOUX) POUR LA PRODUCTION D'ÉPIS VERTS

Nous avons indiqué dans les chapitres «Introduction au maïs et à son importance», «Types de maïs» et «Utilisations du maïs», l'importance que revêtent la récolte et la consommation des épis verts normaux (non doux) en milieu tropical. On utilise très peu les maïs doux dans les régions tropicales. D'autre part, les épis verts non doux, de type normal corné, denté ou cireux, sont récoltés 20 à 25 jours après la pollinisation et sont consommés en grandes quantités bouillis ou grillés. L'épi vert de maïs est une source de nourriture et d'énergie pour les populations tropicales, tandis que l'on préfère le maïs à grains doux qui est consommé plutôt pour son goût que pour sa valeur calorique (Brewbaker, 1982) dans les régions tempérées. On a conduit quelques travaux limités sur les maïs cireux pour la production d'épis verts, principalement dans les pays de l'Asie du Sud-Est où l'on préfère ce type d'épi pour griller en raison de sa texture moins granuleuse et plus glutineuse. On a développé des composites améliorés de type cireux (principalement par sélection massale) qui sont cultivés aux Philippines, en Thaïlande et au Vietnam. On a prêté très peu d'attention á l'amélioration des types cornés ou dentés pour la consommation en épis verts. Deux caractéristiques sont importantes quant à la détermination de la qualité des épis verts pour la consommation humaine: la tendreté ou finesse de l'épicarpe et la texture de l'endosperme. Il semble qu'il existe une variabilité génétique pour ces deux caractéristiques et que l'amélioration soit ainsi possible.

Tracy et Galinat (1987) signalèrent l'existence d'une variabilité très importante pour l'épaisseur et le nombre de couches de cellules du péricarpe chez plusieurs germplasms de maïs à grains

doux et chez leurs parents. Au début, les types de maïs à grains doux des Etats-Unis avaient un péricarpe épais. A l'heure actuelle, toutes les variétés et tous les hybrides ont un péricarpe beaucoup plus fin et un endosperme à texture tendre. Brewbaker, Larish et Zan (1996) rapportèrent les résultats de leurs études sur l'épaisseur du péricarpe de 181 races indigènes de maïs des Amériques. L'épaisseur du péricarpe variait de 34,5 à 124,4 µm. On peut considérer les germplasms ayant une épaisseur de péricarpe des grains matures de 50 µm comme très acceptables pour la consommation en épis verts. On considère généralement des péricarpes dont l'épaisseur dépasse 75 µm comme inacceptables pour la consommation en épis verts. Beaucoup de races appartenant aux complexes raciaux *Coroico*, *Araguito*, *Chirimito*, *Guaribero* et plusieurs autres races des hautes terres des Andes, y compris *Chullpi*, ont un péricarpe fin et pourraient être utilisées comme sources de germplasms pour la production d'épis verts. La plupart des germplasms améliorés de maïs cornés et dentés cultivés pour le grain ont été sélectionnés pour l'épaisseur de leur épicarpe, aussi ne conviennent-ils pas pour la consommation d'épis verts. Des études génétiques ont montré que la variabilité pour l'épaisseur du péricarpe était hautement héréditaire. D'après Ito et Brewbaker (1990), un ou deux locus de gènes contrôlent les différences de 30 à 40 µm d'épaisseur, tandis que quatre locus peuvent être impliqués dans les cas de différences plus importantes. L'épaisseur du péricarpe peut être estimée empiriquement à l'aide du test de la piqûre au stade de l'épi vert ou avec une mesure réelle de l'épaisseur du péricarpe épluché, à l'aide d'un micromètre. Brewbaker (1982) signala des gains de sélection pour la finesse de l'épicarpe et sa tendreté. Il rapporta une diminution de 9,2 pour cent par cycle de l'épaisseur du péricarpe mesurée à l'aide d'un micromètre et une diminution de 2,5 pour cent par cycle pour l'épaisseur du péricarpe lors de l'utilisation du test par piqûre.

Le deuxième aspect concernant les qualités gustatives de l'épi vert est en relation avec la texture de l'endosperme. On a montré que la texture de l'endosperme pouvait être modifiée par l'accumulation de gènes modificateurs appropriés aussi bien chez les germplasms de MPQ que chez les germplasms normaux (Lopes et Larkins, 1991; Moro *et al.*, 1995). Il serait souhaitable d'améliorer les maïs cornés et dentés utilisés pour la production d'épis verts.

MINI ÉPIS DE MAÏS

Les très jeunes pousses d'épis, récoltées immédiatement après la sortie des soies (pas plus de deux ou trois jours) sans être pollinisées sont des mets appréciés (voir chapitres «Types de maïs» et «Utilisation du maïs»). Dans le passé, les jeunes pousses de n'importe quel maïs étaient souvent récoltées comme mini épis. Galinat et Lin (1988) étudièrent l'amélioration et la production des mini épis à Taiwan, province de Chine, et les possibilités de production et d'utilisation aux Etats-Unis. A l'heure actuelle, la production de mini épis en milieux tropicaux est principalement cantonnée à l'Asie du Sud-Est et tend à s'étendre au sud de l'Asie et de l'Afrique. Les pays de l'Asie du Sud-Est (Thaïlande, Philippines et Chine) et la Hongrie ont mené une grande quantité de recherches de génotypes convenant à la production de mini épis de maïs. Chutkaew (1993a) décrivit l'amélioration des mini épis de maïs en Thaïlande et les développements de la variété populaire *Rangsit 1* et de l'hybride *KBTX 3501*. Chutkaew et Paroda (1994) décrivirent le succès de la production et de l'utilisation des mini épis de maïs en Thaïlande. La qualité des mini épis est très importante, en particulier pour les marchés à l'export. Les pays tropicaux, dont certains peuvent cultiver du maïs toute l'année, ont un avantage comparatif pour la production et l'approvisionnement en mini épis frais des consommateurs ou de l'industrie de la conserverie. Les variétés pour

Copyrighted material

la production de mini épis doivent être uniformes, présenter plusieurs épis, être tolérantes aux fortes densités et indemnes de maladies. On utilise les germplasms de maïs à grains doux ainsi que de maïs à grains normaux (non doux) pour la production des mini épis. Bar-Zur et Schaffer (1993) étudièrent les effets du type de maïs sur la qualité des mini épis. Les mini épis, après enlèvement des spathes, doivent être de couleur jaune crémeux, les rangs des ovules doivent être uniformes sans espace entre eux, la longueur doit être comprise entre 4 et 9 cm et le diamètre entre 1,0 et 1, 5 cm (Chutkaew et Paroda, 1994). En Thaïlande, on a développé spécialement des composites et des hybrides pour la production des mini épis. A Hawaii, on cultive le composite *Hawaiian super-sweet #9* pour la production de mini épis de maïs. Les hybrides pour la production de pousses de mini épis présentent plusieurs avantages: uniformité de taille et de maturité, meilleure qualité des pousses d'épis et rendement plus élevé. Les hybrides mâles stériles ont en outre l'avantage d'éliminer le besoin de castrer (qui est onéreux et prend du temps) et d'allonger la période de récolte. Promson (1987) et Massana, Pino et Mamaril (1993), comparérent l'utilisation de maïs normaux, d'hybrides de maïs doux et de variétés de mini épis en pollinisation libre. Jarumayan et Baldos (1993) étudièrent les effets de la densité des plantes et de la castration sur la production des mini épis de trois variétés. Ils trouvérent que la variété extra-douce *Azucar* était la meilleure variété pour la production de mini épis. Elle donna le rendement le plus élevé pour une densité de 140,000 plantes/ha. Bar-Zur et Saadi (1990) développèrent un hybride de maïs prolifique avec de petits épis convenant pour la commercialisation des mini épis. Tous les épis de la plante sortirent leurs soies un ou deux jours après la sortie des soies de l'épi le plus haut. Le rendement en épis commercialisables était significativement plus élevé chez les hybrides de maïs prolifiques. Les croisements entre maïs doux et non doux sont maintenant les plus courants pour la production de mini épis. Ils ont généralement plusieurs épis et les mini épis ont une double utilisation pour le marché en frais et pour l'industrie de la conserverie. En Chine, Zhao (1991) signala le développement de *Ji Te 3*, variété à double utilisation, par croisement d'une lignée de maïs à grains doux avec du germplasm non doux. D'autre part, en Hongrie, Szalay (1990) et Bajtay (1991) signalèrent la création d'hybrides prolifiques de mini épis réservés pour la conserverie, produits à partir de lignées de maïs doux. Promson *et al.* (1990) comparèrent les méthodes de sélection S_1 et pleins frères pour l'amélioration du rendement et de la qualité des mini épis de maïs de *Baby Corn Composite 1 DMR*. Ils trouvèrent que le schéma de sélection récurrente S_1 était le plus prometteur pour l'amélioration du poids des mini épis commercialisables avec ou sans leurs spathes. L'enlèvement des soies pour la commercialisation des mini épis nécessite beaucoup de main d'œuvre. On étudia la possibilité d'utiliser des mutants sans soies. Les mini épis produits avec le mutant sans soies ont un aspect peu attirant, pour cette raison il a été très peu utilisé par les sélectionneurs.

MAÏS À FORTE TENEUR EN HUILE

Il existe chez le maïs une variabilité très grande pour la teneur en huile. Normalement, la plupart des types dentés et cornés ont une teneur en huile de 4 à 5 pour cent, localisée surtout dans l'embryon. Les génotypes à forte teneur en huile présentent un intérêt en raison de la qualité de l'huile de maïs qui est utilisée pour la consommation humaine. De plus, les maïs à forte teneur en huile semblent être plus attractifs pour l'alimentation de la volaille, des porcs et des vaches laitières en raison de leurs valeurs caloriques élevées (Alexander, 1988). Quelques études récentes ont souligné l'importance de l'huile de maïs dans l'alimentation animale. On a décrit les avantages des maïs à fortes teneurs en huile

dans la diète des poulets à rôtir. Lacount *et al.* (1995) signalèrent que la consommation de matière sèche des animaux et la production de lait des vaches laitières pendant les premières lactations étaient augmentées par l'utilisation d'ensilages et de grains de maïs à forte teneur en huile.

La sélection massale modifiée et la sélection épi-ligne se sont montrées très efficaces pour la sélection de génotypes à forte teneur en huile. Dans les essais pour la sélection des fortes teneurs en huile menés en Illinois, la teneur en huile de la variété en pollinisation libre *Burr's White* a été portée à 22 pour cent après 90 générations de sélection. Dans une autre synthétique à large base génétique, *Alexho Synthetic*, la teneur en huile a atteint 22 pour cent après seulement 25 générations de sélection (Misevic *et al.*, 1995; Alexander, 1988). Miller, Dudley et Alexander (1981) rapportèrent qu'une forte intensité de sélection chez la variété en pollinisation libre *Reid Yellow Dent* aboutit à une augmentation de l'huile de 4,0 à 7,7 pour cent en cinq cycles. Dudley et Lambert (1992) résumèrent les résultats de 90 générations de sélection pour la teneur en huile et en protéine chez le maïs. Ils estimèrent que 69 gènes étaient impliqués dans la teneur en d'huile. Ils conclurent que les progrès pour l'augmentation de la teneur en huile étaient dus à la variabilité existant dans la population d'origine; des mutations avaient pu être responsables d'une partie de ces progrès, toutefois, leurs contributions n'étaient probablement pas très importantes. Alexander (1988) signala que dans presque toutes les expérimentations, la sélection pour les fortes teneurs en huile entraîna une chute de rendement. Une augmentation de seulement 5 pour cent de la teneur en huile entraînait une augmentation de l'humidité de la variété améliorée comparativement aux autres variétés (Miller, Dudley et Alexander, 1981; Misevic *et al.*, 1985). Dudley et Lambert (1992) conclurent que chaque point d'huile supplémentaire entraînait une diminution de 1,3 à 1,6 pour cent de la teneur en amidon. Ceci signifie que le maïs avec une forte teneur en huile aura généralement un rendement plus faible et que l'agriculteur qui vend ses grains sur la base du poids y perdra, à moins qu'une prime ne soit payée pour l'huile.

La Thaïlande a réalisé de gros efforts pour la production et l'utilisation de germplasms tropicaux à forte teneur en huile et a créé deux lignées à forte teneur en huile, *Ki 41* et *Ki 42* (Chutkaew, 1993b; Chutkaew *et al.*, 1993). Ces lignées sont utilisées comme parents de plusieurs hybrides simples à forte teneur en huile, cultivés en Thaïlande. Le premier hybride est *KOSX 2501* dont la teneur en huile est de 8,7 pour cent. *Suwan 3701* (*KOSX 3503*), autre nouvel hybride, à teneur en huile moyenne (7,2 pour cent), a un rendement comparable à ceux des hybrides normaux. En Yougoslavie, Saratlic et Rosulj (1994) développèrent des synthétiques à fortes teneurs en huile qui sont utilisés pour la création de lignées parentales et d'hybrides à fortes teneurs en huile. Ils rapportèrent que l'augmentation de la teneur en huile dans la synthétique *DS7u* s'accompagna d'une réduction du rendement en grain de cette population et des croisements où elle était impliquée, tandis que dans l'autre population (*YuSSSu*) le rendement n'était pas affecté. La sélection inverse (faibles teneurs en protéines et en huile) aboutit à une teneur élevée en amidon. Une réduction de 6 pour cent de la teneur en protéines et de 3 pour cent de la teneur en huile pourrait s'accompagner d'une augmentation de 4 à 5 pour cent de la teneur en hydrates de carbone, conduisant ainsi à des génotypes à forte teneur en amidon (Alexander, 1988).

MAÏS FOURRAGER

Les plantes de maïs constituent un excellent fourrage pour les bovins, meilleur que tous les autres fourrages en ce qui concerne le rendement moyen en matière sèche à l'hectare et la

digestibilité (Perry, 1988). Dans les pays tempérés, il est très utilisé sous la forme d'ensilage dont l'amélioration a fait l'objet de très nombreuses recherches. Dans les pays tropicaux, la plante de maïs est utilisée comme fourrage à divers stades de son développement. Une pratique courante consiste á enlever les feuilles les plus basses au fur et à mesure que la plante croît et á les donner aux bovins. Assez souvent on cultive le maïs à deux fins, fourrage et grain; les diverses parties de la plante sont alors utilisées comme fourrage. Les feuilles vertes sont retirées une á une au fur et à mesure de la croissance de la plante et données aux bovins. Dans d'autres cas, la partie supérieure de la plante est coupée pour être donnée aux bovins, après que le grain ait atteint sa maturité physiologique. Aprés la récolte de l 'épi, la paille est souvent utilisée comme fourrage. Le maïs est aussi cultivé comme fourrage vert dans plusieurs pays tropicaux. Il est alors récolté après la floraison, mais bien avant la maturité, et la plante entiére est utilisée comme fourrage. Peu de travaux ont été consacrés á l'amélioration du maïs utilisé comme fourrage vert. Quelques résultats de recherche disponibles pourraient être utiles á l'amélioration du maïs comme culture fourragère. Allam *et al.* (1993) signalèrent l'utilisation de la paille de maïs pour alimenter les agneaux en Egypte. Galina, Pachecco et Hummel (1995) rapportérent l'utilisation d'un mélange de sous-produits tropicaux tels que les chaumes de maïs et les pousses de canne á sucre, pour l'alimentation des bovins. Au Kenya, Abate et Abate (1994) et Semenye, Shisya et Getz (1994), étudiérent l'utilisation des feuilles de maïs comme fourrage pour les agneaux et les moutons. Diaz (1993) signala l'utilisation des spathes de maïs pour l'alimentation des vaches laitières. Les paramétres de sélection utiles pour le développement d'un bon maïs fourrager sont: les matières azotées totales, le contenu en fibre, la digestibilité totale des matières séches, la digestibilité totale des éléments nutritifs et les basses teneurs en lignine. Le germplasm de maïs fourrager doit présenter une croissance végétative rapide, une bonne résistance aux maladies foliaires, une tolérance aux densités élevées et une capacité élevée de production de biomasse. Le géne «nervure centrale brune» (*brown-mid-rib: bm3*) réduit le contenu en lignine de la plante (Kuc et Nelson, 1964), ce qui est un caractère recherché mais il entraîne une réduction du rendement en matière sèche. Casanas *et al.* (1994) comparèrent des croisements de germplasms tempérés x tropicaux dans le but de développer des hybrides fourragers tardifs. Les germplasms tropicaux *Tuxpeño*, *Cateto* et *Compuesto Centroamericano* croisés avec *B73* produisirent des fourrages á rendement élevé. Les croisements *La Posta* et *Brazil 1771* par *B73* présentèrent, quant à eux, une digestibilité totale en matière sèche élevée. Geiger *et al.* (1992) remarquèrent que le principal objectif de l'amélioration des fourrages était l'augmentation du rendement en énergie métabolisable par unité de surface et l'amélioration du contenu énergétique métabolisable du fourrage. Ils indiquèrent que la sélection pour le rendement élevé en matiére sèche était le meilleur moyen d'augmenter indirectement le rendement en énergie métabolisable. A l'intérieur d'un groupe de maturité donné, le rapport épi sur matière sèche totale et le contenu énergétique métabolisable sont les principales caractéristiques qui doivent être considérées conjointement dans la sélection. La réponse des génotypes de maïs fourrager á la densité de semis n'est pas aussi claire que celle du maïs grain. Pinter *et al.* (1994) signalèrent des différences de rendement entre les génotypes tolérants et les génotypes sensibles à la densité mais ils ne remarquèrent aucune différence pour la quantité totale d'éléments nutritifs produits. Des différences significatives pour la production totale en éléments nutritifs furent observées entre des hybrides tolérants et des hybrides sensibles à la densité, dans le cas de densités inférieures à l'optimum requis pour l'obtention d'un

rendement en matière sèche maximum. Bosch *et al.* (1994) comparèrent plusieurs hybrides tardifs issus de croisements entre germplasms tropicaux et tempérés. Ils conclurent que la matière sèche digestible totale dépend principalement du rendement en épis verts, dans une moindre mesure de la production totale de paille et dans une mesure encore moins importante de la digestibilité de la paille. La variabilité génétique pour la digestibilité de la paille était faible chez les populations étudiées. Cette variabilité faible était probablement la raison de l'incidence faible de la digestibilité sur la quantité totale de matière sèche digestible. L'augmentation de la digestibilité de la paille devrait être possible sans entraîner de réduction de la production de biomasse puisque les caractères de production et de digestibilité de la paille n'étaient pas corrélés. Avec le développement de nouvelles techniques, tels que la spectroscopie dans le proche infrarouge (*near-infrared reflectance spectroscopy*) pour la prédiction de la qualité de la paille, la sélection de maïs fourrager de qualité supérieure devrait faire des progrès plus rapides.

BIBLIOGRAPHIE

Abate, A. & Abate, A. 1994. Performance of weaner lambs fed maize leaves and napier grass. In *2nd Biennial Conf. African Small Ruminant Res. Network*, p. 183-185. Addis Ababa, ILCA.

Alexander, D.E. 1988. Breeding special nutritional and industrial types. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 869-880. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Allam, S.A., Hanafy, M.A., Abd El Baset, A. & Tabaka, A.S. 1993. Utilization of corn plant residues in feeding of growing lambs. *J. Agric. Sci.* (Egypt), 18: 3241-3249.

Asnani, V.L. 1970. *CIMMYT annual report 1969-1970*. Mexico, DF, CIMMYT.

Bajtay, I. 1991. Results of breeding baby sweet corn, a type suitable for canning. *Acta Ovar.*, 33: 31-36.

Bar-Zur, A. & Saadi, H. 1990. Prolific maize hybrids for baby corn. *J. Hort. Sci.*, 65: 97-100.

Bar-Zur, A. & Schaffer, A. 1993. Size and carbohydrate content of ears of baby corn in relation to endosperm type. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 118: 141-144.

Bittel, D.C., Shaver, J.M., Somers, D.A. & Gengenbach, B.G. 1996. Lysine accumulation in maize cell cultures transformed with a lysine insensitive form of maize dihydrodipicolinate synthase. *Theor. Appl. Genet.*, 92: 70-77.

Bjarnason, M. & Vasal, S.K. 1992. Breeding of quality protein maize (QPM). *Plant Breed. Rev.*, 9: 181-216.

Bockholt, A.J. & Rooney, L. 1992. QPM hybrids for the United States. *In* E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize*, p. 111-121. St Paul, MN, USA, The American Association of Cereal Chemists.

Bosch, L., Casanas, F., Ferret, A., Sánchez, E. & Nucz, F. 1994. Screening tropical maize populations to obtain semiexotic maize hybrids. *Crop Sci.*, 34: 1089-1096.

Boyer, C.D. & Shannon, J.C. 1984. The use of endosperm genes for sweet corn improvement. *Plant Breed. Rev.*, 5: 139-161.

Brewbaker, J.L. 1971. Breeding tropical supersweet corn. *Hawaii Farm Sci.*, 20: 7-10.

Brewbaker, J.L. 1977. 'Hawaiian super-sweet # 9' corn. *HortScience*, 12: 355-356.

Brewbaker, J.L. 1982. Genetic improvement in green corn. *In* S.C. Hsieh & D.J. Liou, eds. *Plant Breeding: Proc. Symp. Plant Breeding*, p. 63-68. Taiwan, Province of China, Agriculture Association of China, SABRAO.

Brewbaker, J.L. 1996. *Corn production in Hawaii.* Honolulu, HI, USA, University of Hawaii.

Brewbaker, J.L. & Banafunzi, N. 1975. 'Hawaiian super-sweet # 6' corn. *HortScience,* 10: 427-428.

Brewbaker, J.L., Larish, L.B. & Zan, G.H. 1996. Pericarp thickness of the indigenous races of maize. *Maydica,* 41: 105-111.

Caimi, P.G., Mccole, L.M., Klein, T.M. & Kerr, P.S. 1996. Fructan accumulation and sucrose metabolism in transgenic maize endosperm expressing a *Bacillus amyloliquefaciens* SacB gene. *Plant Physiol.,* 110: 355-363.

Casanas, F., Bosch, L., Sánchez, E., Ferret, A., Plaixats, J., Albanell, E. & Nuez, F. 1994. Introduction of tropical germplasm in forage maize breeding. *Invest. Agraria Prod. Prot. Veg.,* 9: 17-28.

Chutkaew, C. 1993a. Maize research and development in Thailand. In *Proc. 1st South-East Asian Maize Workshop,* Asian Institute of Technology, Pathum Thani, Thailand, p. 122-143.

Chutkaew, C. 1993b. High oil hybrid corn developed from exotic and indigenous inbred lines. In *10th Australian Plant Breeding Conf.,* Gold Coast, Australia, Australian Pl. Br. Society.

Chutkaew, C. & Paroda, R.S. 1994. *Baby corn production in Thailand – a success story.* Bangkok, APAARI, FAO.

Chutkaew, C., Senanarong, N., Thiraporn, R., Pupipat, U., Kitbamroong, C., Jampatong, S., Aekatasanawan, C., Grudloyma, P., Noradechanon, S., Limaroon, S., Juthathong, Y. & Sonwai, S. 1993. Development of hybrid corn in Thailand. *In* G. Granados, C. De León & J.E. Lothrop, eds. *Proc. 5th Asian Reg. Maize Workshop,* Vietnam, p. 130-142. Bangkok, CIMMYT, ARMP.

Clore, A.M., Dannenhoffer, J.M. & Larkins, B.A. 1996. EF1A is associated with a cytoskeletal network surrounding protein bodies in maize endosperm cells. *Pl. Cell,* 8: 2003-2014.

Díaz, G.C. 1993. *Utilización del maíz chala en la alimentación de vacas lecheras.* Proyecto transformación de la tecnología agropecuaria. Fundación para el desarrollo del agro, Lima. 1: 202-204.

Dudley, J.W. & Lambert, R.J. 1992. Ninety generations of selection for oil and protein in maize. *Maydica,* 37: 81-87.

Dudley, J.W., Lambert, R.J. & Alexander, D.E. 1974. Seventy generations of selection for oil and protein concentration in the maize kernel. *In* J.W. Dudley, ed. *Seventy generations of selection for oil and protein in maize.* Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Erwin, E.T. 1951. Sweet corn: mutant or historic species? *Econ. Bot.,* 5: 302.

Galina, M.A., Pacheco, D. & Hummel, J. 1995. Fattening goats with sugarcane sprouts, corn stubble, protein concentrate, molasses and urea. *Small Rum. Res.,* 18: 227-232.

Galinat, W.C. 1971. *The evolution of sweet corn.* Mass. Agric. Exp. Sta. Bull. 591.

Galinat, W.C. & Lin, B.Y. 1988. Baby corn production in Taiwan and future outlook for production in the United States. *Econ. Bot.,* 42: 132-134.

Geiger, H.H., Seltz, G., Melchinger, A.E. & Schmidt, G.A. 1992. Genotypic correlations in forage maize. 1. Relationships among yield and quality traits in hybrids. *Maydica,* 37: 95-99.

Gevers, H.O. & Lake, J.K. 1992. Development of modified opaque-2 maize in South Africa. *In* E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize,* p. 49-78. St Paul, MN, USA, The American Association of Cereal Chemists.

Goodman, M.M. & Brown, W.L. 1988. Races of maize. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* 3rd ed., p. 33-79. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Habben, J.E., Moro, G.L., Hunter, B.G., Hamaker, B.R. & Larkins, B.A. 1995. Elongation factor 1x concentration is highly correlated with the lysine content of maize endosperm. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 92: 8640-8644.

Hohis, T., Shanahan, P.E., Clarke, G.P. & Gevers, H.O. 1996. Genetic control of kernel modification in South African quality protein maize inbred lines. *Euphytica*, 87: 103-109.

Ito, G.M. & Brewbaker, J.L. 1991. Genetic analysis of pericarp thickness in progenies of eight corn hybrids. *J. Am. Soc. Hort. Sci.*, 116: 1072-1077.

Jarumayan, M.A. & Baldos, D.P. 1993. Young cob corn production as influenced by planting density and detasseling. *Philipp. Agric.*, 75: 47-51.

Kata, S.R., Taylor, B.H., Bockholt, A.J. & Smith, J.D. 1994. Identification of opaque-2 genotypes in segregating populations of quality protein maize by analysis of restriction fragment length polymorphisms. *Theor. Appl. Genet.*, 89: 407-412.

Kuc, J. & Nelson, O.E. 1964. The abnormal lignins produced by the brown midrib mutants of maize. I. The brown midrib mutant. *Arch. Biochem. Biophys.*, 105: 103.

Lacount, D.W., Drackley, J.K., Cicela, T.M. & Clark, J.H. 1995. High oil corn as silage or grain for dairy cows during an entire lactation. *J. Dairy Sci.*, 78: 1745-1754.

Lee, C.K. 1988. Development of tropical adapted sweet corn varieties in Malaysia. *In* C. De Leon, G. Granados & R.N. Wedderburn, eds. *Proc. 3rd Asian Reg. Maize Workshop*, p. 84-88. Bangkok, CIMMYT, ARMP.

Lópes, M.A. & Larkins, B.A. 1991. Gamma-zien content is related to endosperm modification in Quality Protein Maize. *Crop Sci.*, 31: 1655-1662.

Lópes, M.A. & Larkins, B.A. 1995. Genetic analysis of opaque 2 modifier gene activity in maize endosperm. *Theor. Appl. Genet.*, 19: 274-281.

Lópes, M.A., Takasaki, K. & Larkins, B.A. 1995. Identification of two opaque 2 modifier loci in quality protein maize. *Mol. Gen. Genet.*, 247: 603-613.

Magnavaca, R., Larkins, B.A., Schaffert, R.E. & Lópes, M.A. 1993. Improving protein quality of maize and sorghum. *International crop science* I, p. 649-653. Madison, WI, USA, Crop Science Society of America.

Magnavaca, R., Oliveira, A.C., Morais, A.R., Gama, E.E.Ge. & Santos, M.Dd. 1989. Family hybrid selection of quality protein maize. *Maydica*, 34: 63-71.

Mangelsdorf, P.C. 1974. *Corn: its origin, evolution and improvement.* Cambridge MA, USA, Belknap/Harvard University Press.

Masana, L.F., Pino, L.T. & Mamaril, V.R. 1993. Preliminary test/evaluation of baby corn. *Philipp. J. Plant Ind.*, 44-56: 1-14.

Mertz, E.T., Bates, L.S. & Nelson, O.E. 1964. Mutant gene that changes protein composition and increases lysine content of maize endosperm. *Science*, 145: 279-280.

Miller, R.L., Dudley, J.W. & Alexander, D.E. 1981. High intensity selection for percent oil in corn. *Crop Sci.*, 21: 455-457.

Miscvic, D., Alexander, D.E., Dumanovic, J. & Ratkovic, S. 1985. Recurrent selection for percent oil in corn. *Genetika*, 17: 97-105.

Moro, G.L., Habben, J.E., Hamaker, B.R. & Larkins, B.A. 1996. Characterization of the variability in lysine content for normal and opaque 2 maize endosperm. *Crop Sci.* (in press)

Moro, G.L., Lópes, M.A., Habben, J.E., Hamaker, B.R. & Larkins, B.A. 1995. Phenotypic effects of opaque 2 modifier genes in normal maize endosperm. *Cereal Chem.*, 72: 94-99.

Nelson, O.E. 1980. Genetic control of polysaccharide and storage protein synthesis in the endosperm of barley, maize, and sorghum.

In Y. Pomeranz, ed. *Advances in cereal science and technology,* vol. 3. St Paul, MN, USA, American Association of Cereal Chemists.

Perry, T.W. 1988. Corn as a livestock feed. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement,* 3rd ed., p. 941-963. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Pinter, L., Alfoldi, Z., Burucs, Z. & Paldi, E. 1994. Feed value of forage maize hybrids varying in tolerance to plant density. *Agron. J.,* 86: 799-804.

Pixley, K.V. & Bjarnason, M. 1993. Combining ability for yield and protein quality among modified endosperm opaque-2 tropical maize inbreds. *Crop Sci.,* 33: 1229-1234.

Poehlman, J.M. 1987. *Breeding field crops.* Westport, CT, USA, AVI Publishing Company.

Promson, S. 1987. *Comparison of hybrid and open pollinated varieties of baby corn.* Bangkok, Kasetsart University.

Promson, S., Lavapaurya, T., Subhadrabandhu, S. & Chutkaew, C. 1990. Population improvement of baby corn Composite 1 DMR by S_1 and full-sib selection. *Kasetsart J. Natur. Sci.,* 24: 417-423.

Saratlic, G. & Rosulj, M. 1994. Synthetic populations with high oil content as sources for extracting parental lines for high oil hybrids of maize (*Zea mays* L.). *Selekcija i Semenarstvo* (Yugoslavia), 1: 57-59.

Semenye, P.P., Shisya, M. & Getz, W.R. 1994. Overcoming the constraints of dry matter intake on dual-purpose goat production by feeding defoliated maize leaves. In *2nd Biennial Conf. African Small Ruminant Res. Network,* p. 35-38. Addis Ababa, ILCA.

Szalay, D. 1990. Developing prolific baby-type maize hybrids for canning. *Zoldsegtermesztesi Kutato Intezet Bulletinje,* 23: 131-137.

Tracy, W.F. 1990. Potential contributions of five exotic maize populations to sweet corn improvement. *Crop Sci.,* 30: 918-923.

Tracy, W.F. 1994. Sweet corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns,* p. 147-187. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Tracy, W.F. & Galinat, W.C. 1987. Thickness and cell layer number of the pericarp of sweet corn and some of its relatives. *HortScience,* 22: 645-647.

Vasal, S.K. 1994. High quality protein corn. *In* A.R. Hallauer, ed. *Specialty corns,* p. 79-121. Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Vasal, S.K., Villegas, E., Bjarnason, M., Gelaw, B. & Goertz, P. 1980. Genetic modifiers and breeding strategies in developing hard endosperm opaque-2 materials. *In* W.G. Pollmer & R.H. Phipps, eds. *Improvement of quality traits of maize for grain and silage use,* p. 37-71. The Hague, Netherlands, Nijhoff.

Vietmeyer, N.D., ed. 1988. *Quality protein maize.* Report of an Ad Hoc Panel of the Advisory Committee on Technology Innovation, Board on Science and Technology for International Development, National Research Council, USA. Washington, DC, National Academic Press.

Villegas, E., Vasal, S.K. & Bjarnason, M. 1992. Quality protein maize – what is it and how was it developed. *In* E.T. Mertz, ed. *Quality protein maize,* p. 27-48. St Paul, MN, USA, The American Association of Cereal Chemists.

Wellhausen, E.J., Roberts, L.M. & Hernández, X.E. 1952. *Races of maize in Mexico.* Cambridge, MA, USA, Bussey Institute, Harvard University.

Zhao, W.Q. 1991. Maize cultivar Ji Te 3. *Crop Genet. Res.,* 1: 48.

Utilisation d'outils spéciaux pour la sélection du maïs

R.L. Paliwal

Les sélectionneurs-maïs ont aujourd'hui de nombreux outils à leur disposition; pourtant, même les meilleurs programmes de maïs tropicaux et les plus avancés n'utilisent qu'une faible partie des méthodes de sélection disponibles. La création d'hybrides, qui est certainement l'outil le plus puissant pour augmenter la productivité, n'est pas encore pleinement exploitée sous les tropiques. Même pour le maïs tempéré, où des progrès révolutionnaires ont été réalisés dans le domaine de la productivité, Duvick (1996a, 1996b) pensa que la sélection conventionnelle basée sur l'hybridation planifiée pour la production de nouveaux génotypes, suivie de testages et de sélections conduites avec précision, continuerait à constituer la méthode principale pour l'obtention de gains génétiques continus et pour l'augmentation de la productivité des futures variétés de maïs. Néanmoins, quelques-uns des nouveaux outils aujourd'hui disponibles pourraient augmenter l'efficacité des méthodes de sélection conventionnelles. Il serait sage de les examiner afin de les combiner judicieusement avec les approches conventionnelles de la sélection.

Les nouveaux outils à la disposition des sélectionneurs passés en revue dans ce chapitre peuvent être classés en trois groupes principaux: (i) la culture *in vitro* suivie de la sélection; (ii) l'analyse du génome au niveau moléculaire et la sélection assistée par marqueurs; et (iii) l'ingénierie génétique et la recombinaison d'ADN. En fait, toute sélection est de «l'ingénierie génétique» car elle implique la modification des composantes génétiques de la plante sous l'action de l'homme, par opposition à la sélection naturelle et à l'évolution. L'ingénierie génétique moderne implique la manipulation directe de l'ADN (technique de recombinaison de l'ADN) pour enlever ou ajouter des gènes spécifiques, y compris l'introduction d'un ou plusieurs gènes provenant de sources exotiques qui ne peuvent être transférés par sélection conventionnelle. La biotechnologie est l'utilisation des techniques biologiques et d'ingénieries pour la manipulation génétique des plantes; elle met en jeu l'utilisation de toutes ces techniques. King et Stansfield (1985) préparèrent une liste détaillée de définitions des termes se rapportant à la génétique et à l'ingénierie génétique, utile pour une meilleure compréhension de ces nouveaux développements.

On a émis l'hypothèse et le souhait que la nouvelle science qu'est la biotechnologie puisse aider à obtenir plus rapidement des gains génétiques pour des caractères difficiles à travailler ou ne pouvant être améliorés par sélection conventionnelle. Jusqu'ici la biotechnologie n'a pas produit les résultats rapides et spectaculaires qu'on en attendait. La plupart des outils biotechnologiques sont trop lents ou/et trop coûteux pour être utilisés à grande échelle pour la création de variétés (Duvick, 1996a). Toutefois, les progrès récents en biologie moléculaire, science dont est issue la biotechnologie, sont importants et révolutionnaires. Certains de ces progrès, utilisés à bon escient et d'une façon efficace, pourraient apporter une assistance précieuse à la sélection (Brenner, 1991; Smith et Paliwal, 1996; Duvick, 1997). A l'heure actuelle, on ne peut que faire des suppositions intelligentes sur l'utilité et l'impact possible des biotechnologies en ce qui concerne

l'amélioration du maïs car il n'existe aucun antécédent sur lequel baser un pronostic. L'efficacité des efforts de sélection peut être renforcée par: (i) une meilleure compréhension des relations et liaisons entre génomes; (ii) l'identification d'allèles utiles et leur transfert aux lignées élites et aux variétés; (iii) la sélection assistée par marqueurs (en particulier pour les caractères complexes) qui permet de court-circuiter les barrières du transfert par voie sexuelle de gènes utiles et de développer des génotypes de maïs avec une valeur ajoutée. L'utilisation de la biotechnologie soulève d'importantes implications techniques, financières et de protections qui doivent être clairement étudiées et comprises avant de commencer à l'utiliser pour l'amélioration du maïs. Les outils spéciaux sont regroupés dans ce chapitre sous différentes sections: culture *in vitro* de tissus; culture de cellules et de protoplastes, suivis de la sélection; analyse du génome au niveau moléculaire; sélection assistée par marqueurs; et recombinaison d'ADN et transformations.

CULTURE *IN VITRO*

La régénération de plantes par culture *in vitro*, à partir de cellules somatiques, est l'outil de base de la biotechnologie. Elle est utilisée pour les manipulations génétiques *in vitro*, la sélection, la variation somaclonale, la culture de protoplastes, la culture d'anthères, la recombinaison d'ADN et la régénération de plantes transformées (transgéniques). Le maïs n'est pas une plante facile à régénérer par culture de tissus ou de cellules. On a crédité Green et Phillips (1975) d'avoir réussi les premiers la régénération d'une plante de maïs à partir de la culture de tissus. Les techniques de culture de tissus et de cellules de maïs ont été rapidement améliorées, elles sont maintenant comparables à celles des autres plantes en ce qui concerne la variété des systèmes de culture *in vitro* et leurs applications aux études génétiques. Phillips, Somers et Hibberd (1988) fournirent une revue détaillée des cultures de cellules et de tissus de maïs et des manipulations *in vitro*. Les protocoles de régénération de cals et de plantes de maïs à partir de différents explants (partie de la plante et type de tissu utilisés pour la régénération) ont été décrits par différents auteurs dans *The maize handbook* publié sous la direction de Freeling et Walbot (1994). L'initiation et la maintenance de cultures de cellules et de tissus et la réussite de la régénération de plantes dépendent du génotype utilisé, du choix du tissu, du stade de développement de la plante, du milieu de culture et de l'environnement à chaque stade du processus de la culture de tissus (Phillips, Somers et Hibberd, 1988; Armstrong, 1994).

Les lignées tempérées *A188* et *B73* ainsi que l'hybride F_1 réalisé à partir de ces deux lignées sont les germplasms de maïs les plus couramment utilisés pour la culture de tissus. On a aussi utilisé avec succès l'hybride F_1 de *A188 xB84* pour la régénération de plantes transgéniques fertiles à partir de cultures de tissus (Phillips, Somers et Hibberd, 1988; Gordon-Kamm *et al.*, 1990; Armstrong, 1994). Sachan (1993) réussit la culture *in vitro* et la régénération de plantes fertiles à partir des glumes de jeunes fleurs de la lignée tropicale *CM111* croisée avec du téosinte. La régénération par culture *in vitro* de lignées de maïs tropicaux, subtropicaux et des hautes terres tropicales n'a été réalisée que récemment. Bohorova *et al.* (1995) du CIMMYT identifièrent quelques lignées de germplasms non tempérés et la composition d'un milieu de culture qui donnèrent de bons résultats. Les lignées *CML67*, *CML72* et *CML128* montrèrent les plus forts potentiels de régénération. Armstrong, Romero-Severson et Hodges (1992) signalèrent l'existence d'un gène ou de plusieurs gènes majeurs sur le bras du chromosome 9 de la lignée tempérée A188, responsables de l'initiation du cal embryonnaire et de la régénération de la plante. Prioli et Silva (1989) trouvèrent qu'en ce qui concerne le germplasm tropical, la race *Cateto*

montrait une fréquence de régénération plus élevée que la race *Tuxpeño*. Bohorova *et al.* (1995) conclurent que deux lignées de maïs tropical *CML67 et CML72*, qui montraient le plus fort potentiel de régénération, appartenaient à la race *Antigua* et que cette race possédait le ou les gènes responsables d'une meilleure régénération de la plante.

Les embryons immatures sont les explants qui ont été le plus largement utilisés pour l'initiation de cultures de tissus diploïdes susceptibles de régénération. On utilise aussi pour la régénération les explants suivants: sections de racines, mésocotyles, nœuds de coléoptile, pousses de plantule, sections de tiges et embryons matures. L'endosperme, quant à lui, a été utilisé pour la culture de tissu triploïde. Phillips, Somers et Hibberd (1988) dressèrent une liste d'auteurs et d'objectifs pour lesquels la régénération avait été réalisée.

Les cultures de maïs capables de régénération sont généralement classées en type I ou type II. Phillips, Somers et Hibberd (1988), Armstrong (1994) et d'autres auteurs ont décrit les caractéristiques de ces deux types de culture. Les cultures de type I qui ne se subdivisent pas ou ne se cassent pas spontanément, doivent être divisées à l'aide d'un scalpel ou de pinces. Elles se régénèrent par embryogenèse somatique et organogenèse; elles sont hautement différenciées et contiennent souvent des structures semblables à des feuilles et des embryons somatiques à des stades avancés. Les cultures de type II sont fragiles, se subdivisent facilement et se régénèrent presque exclusivement par embryogenèse somatique; elles sont relativement indifférenciées et présentent de nombreux embryons somatiques au stade globulaire qui ne se développeront pas sur un milieu de simple maintenance. On préfère les cultures de type II pour un grand nombre d'applications, principalement en raison de leur différenciation réduite et de leur grande friabilité qui rendent leur sélection *in vitro* et l'obtention de cultures sous forme de suspension liquide plus faciles.

VARIATION SOMACLONALE ET SÉLECTION *IN VITRO*

La sélection *in vitro* est possible du fait que les cellules de plante en culture sont génétiquement variables. Tous les tissus de cals, plantules ou plantes, provenant de culture *in vitro* ne sont pas nécessairement identiques à l'explant utilisé pour la culture. La variation dans les cellules cultivées est appelée variation somaclonale. Une telle variation n'est pas limitée à la première génération de «régénérants»; elle est transmise dans la descendance des régénérants. La culture de cellules est utilisée comme un moyen de sélection préférentielle des lignées de cellules présentant une mutation spécifique. Le succès de la sélection à partir de cultures de tissu dépend de l'évaluation et de la compréhension de l'action des agents sélectifs sur les cultures de cellules de maïs (Somers et Hibberd, 1994). L'agent de sélection des cultures est choisi à partir d'observations d'effets spécifiques sur d'autres organismes et d'autres plantes. Des tests biochimiques, tels que les analyses *in vitro* des inhibitions enzymatiques et les mesures de niveaux de métabolites en réponse à un ou plusieurs agents sélectifs, déterminent le succès ou non d'un agent sélectif. Les plantes régénérées à partir de lignées de cellules sélectionnées expriment, dans de nombreux cas, le nouveau caractère au niveau de la plante entière, lui conférant ainsi une valeur agronomique renforcée pour ce caractère spécifique. En utilisant un agent sélectif spécifique pour cribler une lignée de cellules spécifiques, il est possible de réduire le nombre de plantes normalement nécessaires pour la sélection au niveau de la plante (Smith, Duncan et Bhaskaran, 1993). Lörz (1989) remarqua que la plupart des variants somaclonaux ne présentaient aucun intérêt direct en amélioration des plantes. D'autre part, Phillips, Somers et Hibberd (1988), Anderson et Georgeson, (1989), Smith, Duncan et Bhaskaran (1993) et Somers et Hibberd (1994) fournirent des exemples de caractères utiles améliorés par sélection *in vitro*. Les sélections pour la résistance à la brûlure méridionale des feuilles (*Helminthosporium*

maydis), à la tolérance aux herbicides et à l'augmentation de la teneur en tryptophane sont des exemples de sélections réussies par culture *in vitro*. Nous avons présenté, dans le chapitre «Cytogénétique du maïs tropical»[1], l'utilisation de la culture *in vitro* de microspores, de grains de pollen et d'anthères pour le développement de cals et de plantes haploïdes et pour le développement ultérieur de lignées entièrement homozygotes par doublement chromosomique. La culture *in vitro* de tissu haploïde a été considérablement améliorée ces dernières années; elle sera certainement de plus en plus utilisée par les sélectionneurs maïs.

On peut aussi utiliser les protoplastes pour la culture *in vitro* et pour les manipulations génétiques, comme par exemple les modifications génétiques par incorporation d'ADN étranger, la fusion de protoplastes de différents types de maïs ou d'autres espèces ainsi que la régénération de variants somaclonaux (Shilito, Carswell et Kramer, 1994). On a largement utilisé les tissus du mésophylle comme source de protoplastes (Vasil, 1983; Phillips, Somers et Hibberd, 1988). Vasil et Vasil (1987) décrivirent la préparation de protoplastes pour la culture de cals et leur régénération. Toutefois, on n'a pas réussi la régénération d'une plante entière à partir de la culture de cals de protoplastes (Phillips, Somers et Hibberd, 1988; Shillito, Carswell et Kramer, 1994). D'autre part, il existe quelques publications sur la régénération de plantes fertiles à partir de protoplastes de maïs (Rhodes *et al.*, 1988; Cocking, 1989; Shillito, Carswell et Johnson, 1989). Shillito, Carswell et Johnson (1989) affirmèrent qu'il serait possible, dans un avenir proche, de réaliser des divisions de protoplastes et de régénérer des cals à partir de protoplastes. Lorsque cela sera réalisable, l'hybridation entre espèces éloignées par fusion et transformation de protoplastes grâce à l'introduction directe d'ADN dans les protoplastes et à des manipulations génétiques *in vitro* devrait devenir possible.

ANALYSE GÉNOMIQUE AU NIVEAU MOLÉCULAIRE

Les sélectionneurs-maïs conventionnels ont obtenu jusqu'ici la plupart de leurs résultats en matière de productivité et de qualité, sans réelle connaissance ni recours à la biologie fondamentale de la plante. Cependant, on s'aperçoit de plus en plus que la connaissance de la biologie fondamentale de la plante et de la génétique moléculaire est en train d'ouvrir de nouvelles voies pour une amélioration des plantes plus rapide et/ou plus importante. Les marqueurs ADN fournissent le lien fondamental entre la biologie de la plante et son amélioration. Ceci est particulièrement vrai pour l'amélioration du maïs car cette plante a été très étudiée au niveau moléculaire et le polymorphisme de son ADN nucléaire[2] a été efficacement utilisé pour l'analyse de son génome et pour la sélection assistée par marqueurs. Paterson, Tanksley et Sorrells (1991) publièrent une revue détaillée des marqueurs ADN et de leurs rôles dans l'amélioration des plantes. Le livre intitulé «*DNA based markers in plants*» dont Phillips et Vasil (1994) dirigèrent la publication, est

[1] L'utilisation de transposons pour l'étiquetage des gènes et leur utilisation pour la sélection pour la résistance aux maladies ont été discutées dans le chapitre «Cytogénétique du maïs tropical».

[2] L'ADN est une molécule géante, bien plus grosse que n'importe quelle molécule de la cellule. L'information génétique des gènes de la plante est stockée dans les séquences d'ADN des chromosomes – le génome de la plante. Le contenu en ADN du génome de maïs est très élevé, beaucoup plus élevé que le contenu en ADN du génome humain. Les plantes sont capables de répliquer leur ADN avec une grande précision et une grande rapidité. Toutefois, il existe de nombreux mécanismes qui peuvent causer des changements dans l'ADN, avec pour conséquence une énorme variabilité de l'ADN, aussi deux plantes de maïs ne seront-elles jamais identiques pour la séquence de base de leur ADN.

aussi une bonne source d'information sur l'importance et l'utilisation des marqueurs ADN. Une autre revue plus récente intitulée «*DNA markers and plant breeding programs*» écrite par Lee (1995) souligne les applications et l'importance des concepts modernes de biologie pour l'amélioration des plantes.

La technologie du clonage des gènes a permis de réaliser des progrès fondamentaux dans bon nombre de domaines de la biologie. L'un d'entre eux est celui de l'utilisation de fragments d'ADN de chromosome cloné comme marqueur génétique. Dans ce procédé, l'ADN est digéré par un enzyme de restriction. Les enzymes de restriction appartiennent aux ADN endonucléases trouvées dans divers micro-organismes. Les enzymes de restriction de type II sont capables de scinder l'ADN à des sites (appelés sites de restriction) où une séquence de base spécifique est présente. On utilise les fragments de restriction homologues d'ADN obtenus par cette scission comme marqueurs génétiques. Ce procédé est très utilisé pour la cartographie des gènes, il est connu sous le nom de polymorphisme de taille des fragments de restriction ou cartographie RFLP[3]. Les sondes d'ADN polymorphes affectées au hasard (RAPD), le polymorphisme de la taille des fragments amplifiée (AFLP) et la réaction en chaîne des polymérases (RCP) sont d'autres techniques qui ont été développées pour la détection du polymorphisme et le criblage des marqueurs liés chez les populations en ségrégation.

La plupart des caractères agronomiques sont de nature quantitative. La caractérisation des éléments génétiques qui affectent la variation génétique quantitative revêt une importance particulière pour les sélectionneurs-maïs. La cartographie génétique des locus de caractères quantitatifs (QTL) à l'aide de marqueurs ADN a ouvert des possibilités énormes. Durant ces dernières années un certain nombre d'auteurs ont écrit des revues détaillées sur: (i) l'utilisation des marqueurs ADN dans la détection des QTL (Dudley, 1993; Knapp, 1994; Phillips et Vasil, 1994); (ii) les QTL et l'hétérosis (Stuber, 1994a; Dubreuil *et al.*, 1996); et (iii) l'interaction génotype x environnement dans l'analyse des QTL (Beavis et Keim, 1995). Lee (1995) mit à jour les informations sur ces aspects et sur d'autres aspects concernant les marqueurs ADN en amélioration des plantes.

On a recoupé entre elles les cartes génétiques des espèces cultivées, préparées en utilisant les marqueurs ADN. Elles fournissent un nouvel aperçu sur la détermination de l'ordre et des fonctions biologiques des régions du génome des différentes céréales. Lorsque l'on a appliqué la technologie moléculaire à la préparation de cartes de chromosomes plus complètes, on a pensé que cette technologie serait utile pour déterminer d'une manière plus précise les différences entre les différentes espèces et que les cartes génétiques seraient spécifiques à chaque espèce. Contrairement à cette attente, il est maintenant possible de se concentrer sur les similarités dans les génomes de ces espèces. L'analyse moléculaire des génomes a mis en lumière des homologies et l'existence de liaisons conservées entre les différentes céréales. De telles similarités dans les génomes créent des opportunités pour des stratégies de clonage et d'investigation sur l'évolution des génomes. L'utilisation de jeux communs de sondes d'ADN pour détecter et cartographier les séquences homologues et les liaisons préservées entre des espèces isolées sexuellement, par exemple le maïs, le riz, le sorgho et le blé, ouvre des possibilités importantes pour les généticiens et les sélectionneurs. L'analyse génétique moléculaire a révélé des homologies et des

[3] Le bulletin «*Introduction to RFLP mapping and plant breeding applications*» préparé par Gary Kochert, département de botanique, université de Georgie, Athens, GA, Etats-Unis, décrit dans un langage simple cette technique. Le laboratoire de génétique moléculaire appliquée du CIMMYT, Mexique, a compilé les protocoles de laboratoire des analyses RFLP et RADP.

liaisons préservées entre le maïs et le sorgho (Hulbert, Richter et Axtell, 1990; Whitkus, Doebley et Lee, 1992; Pereira et Lee, 1994; Pereira, Lee et Woodman, 1994), entre le maïs et le riz (Ahn et Tanksley, 1993) et entre le maïs et le blé (Devos *et al.*, 1994). Ahn *et al.* (1993) détectèrent de très grandes homologies entre le maïs, le riz et le blé pour le nombre de régions des génomes. L'une d'entre elles est le locus qui conditionne l'absence de ligule et qui représente une étape très importante dans la domestication des céréales à grains. Moore, Devos et Gale (1995) étudièrent l'évolution du génome de six espèces monocotylédones majeures dont le maïs. Le génome du riz est l'un des plus petits parmi les monocotylédones. En utilisant l'analyse des segments liés, les auteurs montrèrent qu'en découpant les chromosomes individuels en segments et en réarrangeant les blocks liés préservés, les génomes des six espèces majeures pouvaient être alignés en des structures très semblables. Cette analyse a conduit à l'hypothèse intéressante de l'existence d'un seul chromosome de céréale ancêtre (Moore, Devos et Gale, 1995; Moore, Fote et Gale, 1995).[4]

On a maintenant montré que les fonctions et liaisons conservées incluaient des QTL, aussi les cartes génétiques intégrées et comparatives présentent-elles un très grand intérêt pour les programmes d'amélioration des plantes à court et long terme (Lee, 1995). Les marqueurs moléculaires peuvent être utilisés pour étiqueter des QTL spécifiques de sources génétiques diverses pour des caractères complexes, tels que la tolérance aux stress, l'adaptation et des caractères de qualité. On a trouvé que les QTL de quelques caractères quantitatifs classiques comme la hauteur de plante étaient proches du locus de génétique qualitative se rapportant au même caractère (Beavis *et al.*, 1991). Les études de génétique moléculaire pourraient ainsi permettre un découpage de caractères corrélés sur le plan phénotypique. La plupart des QTL pour l'augmentation de la concentration en huile sont associés à une diminution du poids du grain. Toutefois, on a trouvé que certains locus à l'intérieur des régions de ces QTL étaient associés avec un caractère sans l'être avec l'autre (Goldman, Rocheford et Dudley, 1994; Berke et Rocheford, 1995). Une telle information devrait permettre aux sélectionneurs du maïs d'introgresser sélectivement des allèles intéressants pour un caractère, qui ne seraient pas associés à des effets indésirables.

Les analyses de génétique moléculaire ont tenté de lier l'hétérosis, mesurée en terme de rendement, à des marqueurs de diversité entre les parents ou à l'intérieur d'hybrides simples. Les marqueurs moléculaires ont pu détecter des associations de lignées qui ont une bonne corrélation avec des pedigrees connus, mais ils se sont montrés inefficaces pour la prédiction des effets de l'aptitude spécifique à la combinaison (Dubreuil *et al.*, 1996). Les techniques des marqueurs moléculaires ne sont pas encore efficaces pour prédire l'hétérosis, mais elles ont certainement fourni une information permettant de comprendre la complexité du phénomène. Les marqueurs moléculaires sont de plus en plus utilisés dans les croisements du maïs avec d'autres espèces. La découverte du mode apomictique de reproduction chez les hybrides maïs x *Tripsacum* devint possible avec l'utilisation des marqueurs maïs RFLP (Leblanc *et al.*, 1995, 1996). Reira-Lizarazu, Rines et Phillips (1996) signalèrent l'exemple d'une hybridation réussie du maïs avec une espèce en dehors des Maydés (avoine x maïs). Ils identifièrent quelques hybrides partiels stables ayant quatre chromosomes de maïs et un jeu haploïde de 21 chromosomes de l'avoine. Ils utilisèrent les analyses de

[4] L'analyse a montré que le segment du chromosome 3 du maïs est dupliqué sur le bras long du chromosome 10, ce qui appuie fortement l'hypothèse selon laquelle le maïs serait tétraploïde.

marqueurs ADN à l'aide du RFLP pour identifier les chromosomes de maïs présents dans les descendances du croisement avoine x maïs.

SÉLECTION DE CARACTÈRES COMPLEXES ASSISTÉE PAR MARQUEURS

La sélection assistée par marqueurs (SAM) s'attache au génotype des plantes (et non pas au phénotype). Ainsi, les deux avantages théoriques de la SAM sont qu'elle peut être utilisée quel que soit le stade de développement de la plante et que la sélection du génotype n'est pas influencée par l'environnement. Un autre avantage de la sélection génotypique avec la SAM est qu'il devrait être possible de sélectionner en laboratoire des génotypes présentant une résistance ou une tolérance à des stress spécifiques, sans avoir à créer de conditions de stress en pépinière, peu fiables, imprévisibles et coûteuses. On connaît quelques exemples d'utilisation de la SAM ayant permis la sélection de caractères polygéniques. Edwards (1992) et Stuber (1992, 1994b) préparèrent une revue du travail de la SAM utilisant des marqueurs isozymes. Stuber (1994a, 1994b) signala l'efficacité de la SAM utilisant les RFLP pour le transfert de QTL pour le rendement en grain des hybrides aux lignées élites de maïs. Tanskley et Nelson (1996) utilisèrent l'analyse de QTL dans des *back-crosses* avancés pour l'identification et le transfert de QTL intéressants de germplasms exotiques inadaptés à des lignées élites. Un tel procédé semble présenter un avantage particulier dû au fait que les QTL exotiques sont transférés à une lignée élite qui ne nécessitera que quelques générations de sélection pour être testée et éventuellement utilisée dans un hybride commercial. Edward et Johnson (1994), Stromberg, Dudley et Rufener (1994) rapportèrent quelques études empiriques comparant la SAM et les méthodes de sélection conventionnelles pour des caractères polygéniques faisant intervenir des QTL chez le maïs. Aucune de ces études ne montra quelque supériorité de la SAM par rapport aux sélections phénotypiques conventionnelles. Lee (1995) remarqua qu'il était quelque peu prématuré de tirer des conclusions définitives sur l'efficacité de la SAM.

Les scientifiques ont, pendant quelques temps, prêté une attention particulière à la tolérance à la sécheresse et à la résistance aux insectes chez le maïs. On a montré que la sélection pour la réduction de l'intervalle anthèse-sortie des soies (IASS) était corrélée avec la tolérance à la sécheresse, ce qui a été utilisé pour l'amélioration du rendement en condition de stress hydrique (voir chapitre «Sélection pour la résistance aux stress abiotiques»). L'efficacité de la sélection pour la tolérance à la sécheresse requiert une gestion précise des conditions expérimentales des parcelles, ce qui n'est pas toujours facile et parfois même impossible à réaliser. Les scientifiques du CIMMYT au Mexique travaillent sur les marqueurs moléculaires, ils ont identifié des segments de génomes ou des QTL responsables de l'expression de l'IASS (Hoisington *et al.*, 1996; Ribaut *et al.*, 1996). Leurs premiers résultats montrent que la SAM basée sur les QTL de l'intervalle anthèse-sortie des soies pourrait permettre d'améliorer la tolérance des lignées de maïs à la sécheresse sans trop affecter les caractères agronomiques des lignées travaillées. En suivant la même approche, Hoisington *et* al. (1996) identifièrent les QTL pour la résistance/tolérance à deux espèces de foreurs du maïs, la grande chenille mineuse du maïs et le foreur américain de la canne à sucre, et étudièrent leur efficacité pour la SAM. Les résultats obtenus jusqu'ici suggèrent que les marqueurs pourraient permettre de disséquer des caractères complexes comme la résistance aux insectes ou la tolérance à la sécheresse. Les marqueurs liés peuvent être utilisés pour transférer des segments spécifiques de lignées résistantes à des lignées sensibles et les marqueurs peuvent

tenir compte de changements sélectionnés dans des allèles spécifiques de QTL pour des caractères complexes dans des programmes d'amélioration de populations. Des recherches complémentaires sont nécessaires pour déterminer l'utilisation des marqueurs moléculaires la plus appropriée à la sélection du maïs; leur utilité pour la sélection pratique doit encore être établie et vérifiée.

MAÏS TRANSFORMÉ

L'aspect le plus fascinant de l'ingénierie génétique et de la biotechnologie est le développement des techniques de transformation pour la production de plantes transgéniques. Son utilisation pour l'amélioration des plantes a séduit l'imagination et suscité l'attention et l'inquiétude aussi bien des scientifiques que des consommateurs des nouveaux produits. Jusqu'à une époque très récente, les efforts en matière de sélection se limitaient à l'utilisation de la variabilité génétique existant dans le génome du maïs ou chez quelques espèces étroitement apparentées qui pouvaient être croisées avec le maïs. Tous les transferts de gènes se faisaient par hybridation sexuelle. L'ingénierie génétique fournit maintenant une technologie grâce à laquelle des gènes exotiques provenant d'espèces sans aucun lien de parenté peuvent être introduits dans le génome du maïs, en contournant la voie de l'hybridation sexuelle. Cette technologie est basée sur la culture *in vitro*, la régénération de plantes de maïs grâce à la culture de tissu et l'introduction de gènes exotiques dans les cellules cultivées. La régénération des cultures céréalières n'est pas aussi facile que celle de quelques autres espèces. Il a été mentionné précédemment dans ce chapitre que l'on avait réussi à développer des techniques de régénération *in vitro* du maïs grâce à l'identification de génotypes et à la composition de milieux de culture appropriés, ce qui ouvert la voie à la transformation du maïs.

Trois approches principales ont été utilisées pour forcer l'entrée de gènes exotiques dans la plante de maïs: (i) l'utilisation de protoplastes; (ii) l'approche biolistique qui utilise un canon à gènes; et (iii) l'infestation par *Agrobacterium*. Rhodes *et al.* (1988) obtinrent des maïs transformés à partir de protoplastes de maïs traités avec de l'ADN recombinant. Ils régénérèrent les plantes à partir de lignées de cellules qu'ils menèrent à maturité. A peu près à la même époque, des scientifiques de l'université de Cornell à Ithaca, New York, Etats-Unis, essayèrent l'approche avec un canon à gènes. Ils mirent au point un canon génétique qui tirait de minuscules balles de tungstène enrobées par trempage avec le matériel génétique à transférer. Ces balles furent injectées directement dans les cellules de la plante à transformer. On a alors mis au point plusieurs variantes à cette approche qui furent utilisées par différents laboratoires travaillant au développement du maïs transgénique. Les chercheurs du CIMMYT au Mexique travaillèrent à la transformation des lignées de maïs tropical. Ils utilisèrent d'abord l'approche biolistique à l'aide d'un canon à gènes qui propulsait, par détente de gaz pressurisé, des poussières enrobées d'ADN sur les cellules cibles. La technique du canon génétique est assez grossière car elle ne permet le contrôle ni des copies d'ADN introduit qui seront intégrées dans le génome des cellules réceptrices, ni de l'emplacement où ces ADN étrangers iront se fixer sur les chromosomes (Day, 1993). Néanmoins, la technique fut efficacement utilisée pour l'obtention de maïs transformé porteur du gène *Bt* provenant de la bactérie du sol *Bacteria thuringiensis*. Chez les dicotylédones, on a obtenu avec succès et de façon systématique des plantes transgéniques, en utilisant *Agrobacterium tumefaciens* comme vecteur pour le transfert du gène. Cette approche est beaucoup plus ingénieuse que l'approche biolistique avec un canon à gènes. Toutefois, elle ne peut être utilisée avec bon nombre de graminées, dont le maïs, car les graminées ne sont pas facilement infestées par cette bactérie. Récemment, les scientifiques japonais ont mis

au point une technologie pour transférer des gènes au maïs et à d'autres céréales en utilisant l'infestation par *Agrobacterium* (N. Bohorova, communication personnelle). Cette technique est maintenant utilisée au CIMMYT pour la transformation du maïs et semble présenter quelques avantages spécifiques. Elle est plus efficace pour l'obtention d'insertions stables de gènes exotiques, elle permet l'insertion d'un grand nombre de gènes ou de gènes multiples et elle est beaucoup plus simple à utiliser que les autres techniques (CIMMYT, 1996).

Ainsi, comme nous l'avons dit précédemment, les transformations bien connues sont basées sur le gène *Bt* de *Bacillus thuringiensis*, une bactérie courante du sol, qui produit une variété d'endotoxines toxiques pour un grand nombre d'insectes, y compris divers foreurs du maïs (voir chapitre «Sélection pour la résistance aux insectes»). On appelle ces toxines les protéines «*Cry*»; elles sont encodées par le gène *Bt* présent dans la bactérie. Elles ont un spectre de toxicité très étroit et elles peuvent cibler des insectes spécifiques. On a isolé et étudié la séquence de beaucoup de gènes *Cry*. On a inséré un gène dans le génome du maïs avec la séquence nécessaire, les modificateurs, les promoteurs etc., et ce gène s'est exprimé en synthétisant une protéine dans une plante normale (Hoisington, 1995). L'approche biolistique fut utilisée pour transformer les génotypes de maïs avec le gène Bt (Fromm *et al*., 1990; Gordon-Kamm *et al*., 1990; Koziel *et al*., 1993). La plupart des travaux de transformation du maïs tempéré avec le gène *Bt* ont été réalisés par plusieurs sociétés privées qui ont conduit des tests aux champs des maïs transformés (Hunter, 1993). Koziel *et al*. (1993) signalèrent que le maïs transgénique contenant le gène *Cry1A(b)* actif contre la pyrale, présentait une bonne résistance aux foreurs dans les essais aux champs.

Le CIMMYT utilise les gènes *Cry* ainsi que d'autres gènes ciblant les insectes pour augmenter la résistance des germplasms de maïs tropicaux aux principaux insectes ravageurs. Les lignées de maïs tropicaux qui ont été régénérées *in vitro* avec succès sont transformées en utilisant aussi bien l'approche biolistique que l'infestation par Agrobacterium (CIMMYT, 1996). Le principal problème avec le maïs transgénique est que sa résistance à l'insecte peut ne faire intervenir qu'un seul gène exotique *Bt* et qu'une telle résistance peut ne pas durer longtemps et disparaître facilement. Une meilleure approche consiste à combiner une résistance à un insecte obtenue par sélection récurrente dans un programme de sélection conventionnel et à utiliser de telles lignées pour insérer une source additionnelle de résistance transgénique.

SYMBIOSE ENTRE LES NOUVEAUX OUTILS DE LA BIOTECHNOLOGIE ET LA SÉLECTION CONVENTIONNELLE

On a utilisé avec succès les méthodes de sélection conventionnelles pour améliorer la productivité du maïs et on continuera à le faire. Les nouveaux outils biotechnologiques paraissent avoir un grand avenir, mais ils doivent être testés et montrer des résultats pratiques. Les techniques de sélection conventionnelles du maïs n'ont pratiquement pas changé au cours du dernier quart de siècle (Lee, 1995; Duvick, 1996a, 1996b). D'autre part, la technologie de l'ADN a changé très rapidement et continue à évoluer. La sélection est un investissement à long terme et le succès de la plupart des programmes de sélection du maïs est le résultat de plusieurs décennies de planification et de dur travail. Le scepticisme des sélectionneurs à l'égard des promesses de la nouvelle science qu'est la biotechnologie peut ne pas être toujours justifié, mais il est certainement compréhensible. Plutôt que de concentrer leurs efforts sur la recherche fondamentale, les biotechnologistes doivent aujourd'hui travailler en équipe avec les sélectionneurs-maïs pour que les nouvelles connaissances concernant la technologie de

l'ADN et les outils qu'elle offre puissent permettre, en combinaison avec la sélection conventionnelle, d'obtenir rapidement des gains de productivité plus importants du maïs.

BIBLIOGRAPHIE

Ahn, S., Anderson, J.A., Sorrells, M.E. & Tanksley, S.D. 1993. Homoeologous relationships of rice, wheat and maize chromosomes. *Mol. Gen.*, 241: 483-490.

Ahn, S. & Tanksley, S.D. 1993. Comparative linkage maps of the rice and maize genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 90: 7980-7984.

Anderson, P.C. & Georgeson, M. 1989. Herbicide-tolerant mutants of corn. *Genome*, 31: 994-999.

Armstrong, C.L. 1994. Regeneration of plants from somatic cell cultures: applications for in vitro genetic manipulation. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 663-671. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Armstrong, C.L., Romero-Severson, J. & Hodges, T.K. 1992. Improved tissue culture response of an elite maize inbred through backcross breeding, and identification of chromosomal regions important for regeneration by RFLP analysis. *Theor. Appl. Genet.*, 84: 755-762.

Beavis, W.D., Grant, D., Albertsen, M. & Fineher, R. 1991. Quantitative trait loci for plant height in four maize populations and their associations with qualitative genetic loci. *Theor. Appl. Genet.*, 83: 141-145.

Beavis, W.D. & Keim, P. 1995. Identification of QTL that are affected by environment. *In* M. Kang, ed. *New perspectives on genotype-by-environment interaction.* Boca Raton, FL, USA, CRC Press.

Berke, T.G. & Rocheford, T.R. 1995. Quantitative trait loei for flowering, plant and ear height, and kernel traits in maize. *Crop Sci.*, 35: 1542-1549.

Bohorova, N.E., Luna, B., Brito, R.M., Huerta, L.D. & Hoisington, D.A. 1995. Regeneration potential of tropical, subtropical, midaltitude, and highland maize inbreds. *Maydica*, 40: 275-281.

Brenner, C. 1991. Biotechnology and developing country agriculture: the case of maize. *OECD*, 102: Paris, France.

CIMMYT. 1996. *CIMMYT in 1995 to 1996. The next 30 years.* Mexico, DF.

Cocking, E.C. 1989. Protoplast culture in crops: techniques, status, and potential. *In* A. Mujeeb-Kazi & L.A. Sitch, eds. *Review of Advances in Plant Biotechnology. 2nd Int. Symp. Genetic Manipulation in Crops*, p. 77-82. Mexico, DF, CIMMYT, Manila, IRRI.

Day, P. 1993. Integrating plant breeding and molecular biology: accomplishments and future promise. *International Crop Science* I, p. 517-523.

Devos, K.M., Chao, S., Li, Q.Y., Simonetti, M.C. & Gale, M.D. 1994. Relationship between chromosome 9 of maize and wheat homologous group 7 chromosomes. *Genetics*, 138: 1287-1292.

Dubreuil, P., Dufour, P., Krejci, E., Causse, M., de Vienne, D., Gallais, A. & Charcosset, A. 1996. Organization of RFLP diversity among inbred lines of maize representing the most significant heterotic groups. *Crop Sci.*, 36: 790-799.

Dudley, J.W. 1993. Molecular markers in plant improvement: manipulation of genes affecting quantitative traits. *Crop Sci.*, 33: 660-668.

Duvick, D.N. 1996a. Plant breeding, an evolutionary concept. *Crop Sci.*, 36: 539-548.

Duvick, D.N. 1996b. Utilization of biotechnology in plant breeding for North America: a status report. *In* H. Eierdanz, ed. *Perspektiven nachwachsender*

Rohstoffe in der Chemie, p. 3-9. Weinheim, Germany, VCH.

Duvick, D.N. 1997. Crop improvement – emerging trends in maize. *International Crop Science* II, New Delhi. (in press)

Edwards, M. 1992. Use of molecular markers in the evaluation and introgression of genetic diversity for quantitative traits. *Field Crops Res.*, 29: 241-260.

Edwards, M. & Johnson, L. 1994. RFLPs for rapid recurrent selection. In *Proc. Symp. Analysis of Molecular Markers Data*, p. 33-40. Am. Soc. Hort. Sci. and Crop Sci. Soc. Am.

Freeling, M. & Walbot, V., eds. 1994. *The maize handbook.* New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Fromm, M.E., Morrish, F., Armstrong, C., Williams, R., Thomas, J. & Klein, T.M. 1990. Inheritance and expression of chimeric genes in the progenies of transgenic maize plants. *Bio/Technology*, 8: 833-839.

Gardiner, J.M., Coe, E.H. & Melia-Hancock, S. 1993. Development of a core RFLP map in maize using an immortalized F_2 population. *Genetics*, 134: 917-930.

Goldman, I.L., Rocheford, T.R. & Dudley, J.W. 1994. Molecular markers associated with maize kernel oil concentration in an Illinois High Protein x Illinois Low Protein cross. *Crop Sci.*, 34: 908-915.

Gordon-Kamm, W.J., Spencer, T.M., Mangano, M.L., Adams, T.R., Daines, R.J., Start, W.G., O'Brien, J.V., Chambers, S.A., Adams, W.R., Willetts, N.G., Rice, T.V., Mackey, C.J., Krueger, R.W., Kazsch, A.P. & Lemaux, P.G. 1990. Transformation of maize cells and regeneration of fertile transgenic plants. *Pl. Cell*, 2: 503-618.

Green, C.E. & Phillips, R.L. 1975. Plant regeneration from tissue culture of maize. *Crop Sci.*, 15: 417-421.

Hoisington, D.A. 1995. The role of biotechnology techniques in stress tolerance. *In* D.C. Jewell, S.R. Waddington, J.K. Ransom & K.V. Pixley, eds. *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.*, Harare, Zimbabwe, p. 215-218. Harare, CIMMYT.

Hoisington, D.A. & Coe, E.H., Jr. 1990. Mapping in maize using RFLPs. *In* J.P. Gustafson, ed. *Gene manipulation in plant improvement* II, p. 331-352. New York, NY, USA, Plenum Press.

Hoisington, D., Jiang, C., Khairallah, M., Ribaut, J.M., Bohn, M., Willcox, M., & González de León, D. 1996. Prospects for marker assisted selection of complex traits in maize. *Vortr. Pflanzenzüchtg.* 33: 50-56.

Hulbert, S.H., Richter, T.E. & Axtell, J.D. 1990. Genetic mapping and characterization of sorghum and related crops by means of maize DNA probes. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 87: 4251-4255.

Hunter, R.B. 1993. The molecular biologist and the plant breeder. *International Crop Science* I, p. 529-531.

King, R.C. & Stansfield, W.D. 1985. *A dictionary of genetics*, 3rd ed. New York, NY, USA, Oxford University Press.

Knapp, S.J. 1994. Mapping quantitative trait loci. *In* R.L. Phillips & I.K. Vasil, eds. *DNA-based markers in plants*, p. 58-96. Dordrecht, Netherlands, Kluwer Academic Publishers.

Koziel, M.G., Beland, G.L., Bowman, C., Carozzi, N.B., Crenshaw, R., Crossland, L., Dawson, J., Desai, N., Hill, M., Kadwell, S., Launis, K., Lewis, K., Maddox, D., McPherson, K., Meghji, M.R., Merlin, E., Rhodes, R., Warren, G.W., Wright, M. & Evola, S. 1993. Field performance of elite transgenic maize plants expressing

ainsecticidal protein derived from *Bacillus thuringiensis*. *Bio/Technology*, 11: 194-200.

Leblanc, O., Grimanelli, D., González de León, D. & Savidan, Y. 1995. Detection of the apomictic mode of reproduction in maize-*Tripsacum* hybrids using maize RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.*, 90: 1198-1203.

Leblanc, O., Grimanelli, D., Islam-Faridi, N., Berthaud, J. & Savidan, Y. 1996. Reproductive behaviour in maize-*Tripsacum* polyhaploid plants: implications for the transfer of apomixis into maize. *J. Hered.*, 87: 108-111.

Lee, M. 1995. DNA markers and plant breeding programs. *Adv. Agron.*, 55: 265-341.

Lörz, H. 1989. In vitro manipulation of cereal crops. *In* A. Mujeeb-Kazi & L.A. Sitch, eds. *Review of Advances in Plant Biotechnology. 2nd Int. Symp. Genetic Manipulation in Crops*, p. 93-101. Mexico, DF, CIMMYT, Manila, IRRI.

Moore, G., Devos, K.M & Gale, M.D. 1995. Cereal genome evolution: grasses line up and form a circle. *Current Bio.*, 5: 737-739.

Moore, G., Fote, T. & Gale, M.D. 1995. Was there a single ancestral cereal chromosome? *Trends Genet.*, 11: 81-82.

Paterson, A.H., Tanksley, S.D. & Sorrells, M.E. 1991. DNA markers in plant improvement. *Adv. Agron.*, 44: 39-90.

Pereira, M.G. & Lee, M. 1994. Identification of genomic regions affecting plant height in sorghum and maize. *Theor. Appl. Genet.*, 90: 380-388.

Pereira, M.G., Lee, M. & Woodman, W. 1994. Construction of an RFLP map in sorghum and comparative mapping in maize. *Genome*, 37: 236-243.

Phillips, R.L., Somers, D.A. & Hibberd, K.A. 1988. Cell/tissue culture and in vitro manipulation. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 345-387. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Phillips, R.L. & Vasil, I.K., eds. 1994. *DNA-based markers in plants*. Dordrecht, Netherlands, Kluwer Academic Publishers.

Prioli, L.M. & Silva, W.J. 1989. Somatic embryogenesis and plant regeneration capacity in tropical maize inbreds. *Rev. Brazil. Genet.*, 12: 553-566.

Rhodes, C.A., Pierce, D.A., Mettler, I.J., Mascarenhas, D. & Detner, J.J. 1988. Genetically transformed maize plants from protoplasts. *Science*, 240: 204-207.

Ribaut, J-M., Hoisington, D., Deutsch, J.A., Jiang, C. & González de León, D. 1996. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theor. Appl. Genet.*, 92: 905-914.

Riera-Lizarazú, O., Rines, H.W. & Phillips, R.L. 1996. Cytological and molecular characterization of oat x maize partial hybrids. *Theor. Appl. Genet.*, 93: 123-135.

Sachan, J.K.S. 1993. Clonal and micropropagation in *Zea*. *In* M.L. Lodha et al., eds. *Advances in plant biotechnology and biochemistry*, p. 107-109. Kanpur, India, Indian Society of Agricultural Biochemists.

Shillito, R.D., Carswell, G.K. & Johnson, C.M. 1989. Regeneration of fertile plants from protoplasts of elite inbred maize. *Bio/Technology*, 7: 581-587.

Shillito, R.D., Carswell, G.K. & Kramer, C. 1994. Maize protoplast culture. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook*, p. 695-700. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Smith, R.H., Duncan, R.R. & Bhaskaran, S. 1993. In vitro selection and somaclonal variation for crop improvement. *International Crop Science* I, p. 629-632.

Smith, M.S. & Paliwal, R.L. 1996. Contributions of genetic resources and biotechnology to sustainable productivity increases in maize. *In* K. Watanabe & E. Pehu, eds. *Plant biotechnology and plant*

genetic resources for sustainability and productivity. New York, NY, USA, R.G. Landers, Academic Press. (in press)

Somers, D.A. & Hibberd, K.A. 1994. In vitro selection. *In* M. Freeling & V. Walbot, eds. *The maize handbook,* p. 685-689. New York, NY, USA, Springer-Verlag.

Stromberg, L.D., Dudley, J.W. & Rufener, G.K. 1994. Comparing conventional early generation selection with molecular marker assisted selection in maize. *Crop Sci.,* 34: 1221-1225.

Stuber, C.W. 1992. Biochemical and molecular markers in plant breeding. *In* J. Jenkins, ed. *Plant breeding reviews,* p. 37-61. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Stuber, C.W. 1994a. Enhancement of grain yield in maize hybrids using marker-facilitated introgression of QTLs. In *Proc. Symp. Analysis of Molecular Markers Data,* p. 44-46. Am. Soc. Hort. Sci. and Crop Sci. Soc. Am.

Stuber, C.W. 1994b. Heterosis in plant breeding. *In* J. Jenkins, ed. *Plant breeding reviews,* p. 227-251. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Tanksley, S.D. & Nelson, J.C. 1996. Advanced backcross QTL analysis: a method for the simultaneous discovery and transfer of valuable QTLs from unadapted germplasm into elite breeding lines. *Theor. Appl. Genet.,* 92: 191-203.

Vasil, I.K. 1983. Isolation and culture of protoplasts of grasses. *Int. Rev. Cytol. Suppl.,* 16: 79-87.

Vasil, V. & Vasil, I.K. 1987. Plant regeneration from friable embryogenic callus and cell suspension cultures of *Zea mays. J. Plant Physiol.,* 124: 399-408.

Whitkus, R., Doebley, J. & Lee, M. 1992. Comparative genome mapping of sorghum and maize. *Genetics,* 132: 1119-1130

Gestion intégrée de la culture

A.D. Violic

L'intégration des composantes technologiques dans un système de production permet d'assurer une production végétale ou animale durable. Toutefois, ces composantes sont souvent spécifiques à un lieu, complexes, difficiles à transférer et peu intéressantes pour les agriculteurs qui ne peuvent concevoir leurs effets à long terme sur le maintien des ressources non renouvelables. De plus, la plupart des agriculteurs, en particulier ceux au niveau de subsistance, n'adoptent pas souvent l'ensemble des techniques proposées, surtout pour une culture comme le maïs dans des régions où il a été produit pendant des siècles comme culture de base et où il est devenu une partie de leurs traditions culturelles. Souvent, ils ne peuvent pas se permettre de changements très importants dans leurs technologies traditionnelles et/ou accepter le risque d'innovations radicales.

Plutôt que de proposer des ensembles de techniques, il est préférable de développer une seule composante qui pourra être adoptée individuellement par les agriculteurs ou tout au plus un nombre réduit de composantes technologiques capables d'assurer des augmentations de rendement perceptibles et immédiates (c'est-à-dire l'azote plus le contrôle des mauvaises herbes), accompagnés d'une troisième composante – qui, bien que n'augmentant pas immédiatement le rendement, assurera une production durable (comme le mulch, le billonnage, le fumier, les cultures multiples ou le chaulage).

Les composantes de la production peuvent être spécifiques à un lieu donné (tel que le niveau d'éléments nutritifs) ou à un groupe d'agriculteurs donné (recommandations de composantes techniques pouvant concerner les variétés, le type de travail du sol, les dates de semis, les composantes de culture intercalaire ou le contrôle du ruissellement et de l'érosion). La durabilité de certaines composantes techniques dépendra de la fragilité de l'environnement agro-écologique où ces techniques seront appliquées.

Dans les sections suivantes nous nous attacherons à présenter quelques concepts de base de l'agronomie du maïs, à titre d'informations générales, plutôt qu'à recommander des composantes technologiques pour la production du maïs tropical. Cela permettra aux agronomes de déterminer, à partir de recherches sur la production du maïs menées en station et chez les agriculteurs, quelles sont les composantes les plus appropriées. C'est par cette approche que l'on pourra supprimer les contraintes à la production des agriculteurs grâce aux solutions agronomiques les mieux adaptées à leurs conditions socio-économiques.

Les composantes suivantes doivent être prises en compte avec attention: la préparation du sol, le choix de la variété, le semis (date, profondeur, moyens de réalisation, densité et écartement), la fertilisation, le contrôle des mauvaises herbes, le contrôle des ravageurs et des maladies et la gestion de l'eau.

PRÉPARATION DU SOL

Concepts de base du travail du sol

On peut définir le travail du sol comme la manipulation chimique, physique ou biologique du sol, dans le but d'optimiser la germination, la sortie de la plantule et l'établissement de la culture. Cette définition recouvre aujourd'hui toutes les opérations

nécessaires à la production d'une culture et qui ont une nette influence sur les conditions du sol, telles que le broyage des résidus, le semis, l'application de pesticides et d'engrais et la récolte, même si le sol n'est pas travaillé (Siemens et Dickey, 1987).

En tant que système biologique, le sol est constitué de différentes composantes arrangées et distribuées d'une façon spécifique qui lui donne sa structure caractéristique. Ce système en équilibre existe dans la nature depuis que l'homme a commencé à remuer le sol, à le cultiver et à l'exposer aux éléments en utilisant différents moyens et instruments qui ont évolué au cours des siècles. Deux découvertes importantes se sont produites en ce qui concerne les instruments: l'invention de l'araire en bois par les Egyptiens il y a quelques 6 000 ans et l'invention de la charrue, dans les années 1790, que les agriculteurs eurent à leur disposition dans les années 1830. On a utilisé la charrue depuis plus de 160 ans pour contrôler les mauvaises herbes, incorporer les engrais et les amendements dans le sol et pour préparer les lits de semence. L'introduction des tracteurs à vapeur en 1868 et de l'énergie à partir des carburants fossiles au début du vingtième siècle a conduit à une évolution progressive de la charrue et des autres instruments, à la fois en termes de complexité et de dimension.

La mécanisation a eu pour effet d'économiser du temps et du travail. Par exemple, aux Etats-Unis, un agriculteur met en moyenne moins de trois minutes pour produire un boisseau (25 kg) de maïs (Pendleton, 1979), c'est-à-dire 8 kg de grain à la minute, impliquant une dépense de carburant importante (60 à 80 litres de gasoil à l'hectare) (Lal *et al.*, 1990). Bien que les effets de ce haut niveau de mécanisation se confondent avec la gestion moderne des pratiques culturales et la production élevée d'intrants, cette efficacité contraste avec le système défriche-brûlis des agriculteurs qui brûlent les résidus végétaux, binent à la main, plantent avec un bâton, contrôlent les mauvaises herbes avec une houe et récoltent à la main, et dont la production moyenne est de l'ordre de 50 g de maïs grain par minute de travail, comme cela a été signalé à Veracruz au Mexique (d'après une étude de Harrington, 1978). Ce résultat est semblable à celui des agriculteurs de subsistance qui pratiquent le système défriche-brûlis sous d'autres latitudes tropicales, comme c'est le cas par exemple en Afrique de l'Ouest où le binage à la main pour la préparation du sol et le contrôle des mauvaises herbes représentent l'essentiel du temps de travail (Soza *et al.*, 1995). Toutefois, quand les techniques de production font appel à la traction animale, au contrôle judicieux des mauvaises herbes et finalement à l'absence de travail du sol, les mêmes agriculteurs sont capables d'augmenter sensiblement leurs productions.

Il existe de nombreux systèmes de travail du sol, y compris celui prévoyant l'absence de travail du sol (non travail du sol) qui jouent indéniablement un rôle important dans la détermination de l'efficacité du temps de travail de l'agriculteur. Il est important de choisir un système durable qui optimise la production et la productivité dans des conditions données de sol, de climat et d'environnement agro-économique. Mais le travail du sol est-il indispensable à la réussite d'une production de maïs?

Depuis l'invention de la charrue, les fabricants ainsi que les agriculteurs ont justifié la préparation à partir de raisonnements qui n'ont pas été scientifiquement prouvés. Quelques-unes des justifications avancées pour la préparation du sol à l'aide d'instruments manuels ou mécanisés sont: l'efficacité du contrôle des mauvaises herbes, l'incorporation des résidus végétaux, l'amélioration de l'aération du sol, la préparation du lit de semence, le contrôle des insectes et/ou des maladies, l'amélioration des qualités physiques du sol, l'incorporation des fertilisants, l'élimination de la semelle de labour et l'amélioration du développement des racines (Faulkner, 1943).

Toutefois, il est aujourd'hui facile de réfuter tous ces arguments puisqu'il est bien connu que:

- L'on peut contrôler les mauvaises herbes avec des herbicides ou même seulement avec un mulch.
- Il est préférable de laisser les résidus des cultures sur la surface du sol plutôt que de les incorporer, car ces résidus contrôlent très efficacement l'érosion des sols. De plus, en abaissant la température du sol des régions tropicales, le mulch limite les pertes en eau par évaporation. Les résidus maintiennent aussi l'humidité du sol en surface empêchant ainsi la formation d'une croûte qui constitue un obstacle à l'infiltration de l'eau et à la croissance normale du coléoptile.
- Le mulch dissipe l'énergie cinétique des gouttes de pluie qui, sans cela, disperserait les particules du sol au moment de l'impact et entraînerait la formation d'une croûte.
- L'aération des sols n'est pas un problème en l'absence de travail du sol, sauf en cas d'excès d'humidité. Par exemple, le système racinaire d'une culture de maïs est formé de plus de 120 000 km de racines à l'hectare qui, au moment de leur décomposition, laissent suffisamment de canaux pour l'aération du sol s'ils ne sont pas détruits par un travail mécanique.
- Un trou fait avec la pointe d'un bâton ou une entaille faite avec le disque d'un semoir à maïs est plus que suffisant pour préparer le lit de semence. On ne peut justifier le déplacement de plus de 7 000 tonnes de terre à l'hectare par le seul but de préparer un emplacement pour déposer les graines.
- Bien que l'on ait montré que la préparation du sol avait un effet bénéfique sur le contrôle des maladies et des insectes du maïs dans les régions tempérées, la situation sous les tropiques est sujette à controverse. Le contrôle intégré des ravageurs apporte une solution appropriée à ce problème.
- On dit que l'on prépare les sols pour améliorer leur structure physique, toutefois dans quelques cas, paradoxalement, plus le sol est travaillé plus sa structure poreuse est détruite. La semelle de labour et la compaction des sols sont les conséquences directes des labours et hersages. Les horizons compactés qui empêchent la croissance racinaire peuvent être des couches naturellement denses provenant de la formation des sols ou le résultat des forces appliquées sur le sol par les instruments ou les animaux. Par exemple, des couches peuvent être compactées par des passages répétés sur le sol ou des semelles de labour peuvent se produire par un travail répété du sol réalisé à une même profondeur (Unger et Kaspar, 1994).
- On connaît depuis des siècles les effets négatifs de la compaction des sols sur la croissance des plantes. Cato et Elder écrivirent que le premier principe en agriculture est de bien labourer et le deuxième principe de labourer à nouveau (Weir, 1936, cité par Bowen, 1981). La réduction de la disponibilité en eau et en éléments nutritifs représente la principale limitation à la croissance des plantes en sol compacté. La compaction limite aussi la croissance de la plante et le rendement en réduisant l'infiltration de l'eau, l'aération du sol et la résistance de la plante aux maladies; elle diminue aussi la qualité de la production. La vitesse d'infiltration de l'eau est très fortement réduite dans les zones compactées, limitant ainsi le stockage de l'eau dans le sol et son utilisation par la plante (Unger et Kaspar, 1994). Sous l'effet de la compaction, le sol perd sa structure, augmentant ainsi le risque d'érosion. En cas de ruissellement, le risque d'inondation est accru car les couches compactées empêchent l'infiltration de l'eau dans le sous-sol. De plus, la compaction est responsable de limitations temporaires de l'alimentation en eau de la

culture en raison de la diminution de la capacité de rétention des sols (FAO, 1992).

Durant les 50 dernières années, les objectifs du travail du sol ont été redéfinis. Ceci a été particulièrement vrai au début des années 40 lorsque l'on a observé l'effet herbicide de l'arséniate de plomb et la possibilité de réduire le nombre de façons culturales. Vint ensuite la découverte de 2,4-D, qui devint le premier herbicide commercial disponible et permit, grâce au contrôle des dicotylédones, de réduire le nombre des façons culturales.

Travail du sol conventionnel et de conservation

Presque par hasard, les méthodes de préparation traditionnelle commencèrent à changer lorsque la charrue à soc fut avantageusement remplacée par la charrue à disques, car ce nouvel instrument laissait une proportion importante des débris végétaux à la surface du sol. Mais les deux types de charrues et même les pulvérisateurs *offset* contribuent à la formation de la semelle de labour car ils tassent la partie la plus basse du sillon. Cependant, dans quelques cas, des causes naturelles peuvent être, durant le processus de formation des sols, à l'origine de la formation de la couche dure. L'avènement du *chisel* ainsi que de la sous-soleuse permirent de rompre la semelle de labour dans les sols naturellement bien drainés, entraînant une meilleure pénétration des racines à travers les fissures et leur permettant ainsi d'atteindre les éléments nutritifs se trouvant sous la couche arable. On pouvait alors s'attendre à des augmentations de rendement. Lal (1986a) suggéra que le semis de plantes pérennes avec des racines profondes tel que *Mutalis utilis* était un moyen économique d'éviter la compaction, car l'effet de cette mesure biologique était plus durable que celui du sous-solage sans avoir recours à des équipements lourds.

De 1950 à 1960, une nouvelle génération d'herbicides qui avaient des effets résiduels inhibiteurs de la photosynthèse, révolutionnèrent la production du maïs. Ils permirent en 1959 l'application d'un système de production basé sur l'utilisation d'un herbicide (l'atrazine). Ce système, connu sous le nom de «non-travail du sol», permet en un seul passage de machine d'ouvrir un sillon, d'y déposer la semence et d'y incorporer l'engrais (Tasistro, 1991). On sait maintenant que le non travail du sol peut être réalisé par de petits agriculteurs, également sans herbicide, grâce à une gestion appropriée des résidus végétaux, qui formeront un mulch dont l'effet d'ombrage contrôlera le développement des mauvaises herbes dans les champs de maïs.

Ce nouveau système de conservation des sols comprend des opérations qui créent un environnement propice au développement du maïs, tout en optimisant la conservation de l'eau et du sol.. Parfois, on confond ce système de conservation avec la préparation minimum (ou réduite) du sol; cette dernière signifie simplement que l'agriculteur qui, habituellement, compacte le sol par huit passages ou plus d'instruments divers, réduit le nombre de passages à un minimum. Au lieu de cela, le non travail du sol est un système durable qui consiste à produire une culture sans labourer, ni herser ou disquer. Il est caractérisé par un déplacement minimum du sol (puisque le travail du sol est réduit au minimum nécessaire pour la préparation du lit de semence), une conservation maximum des débris végétaux à la surface du sol et une réduction des coûts. On doit remarquer que parmi l'ensemble des solutions de travail du sol disponibles (tableau 20), le choix d'un système aura une action directe sur le rendement du maïs en influençant toute une série de caractéristiques du sol telles que l'humidité disponible pendant la saison de culture, la température, la sensibilité à l'érosion, la fertilité, le niveau du pH, la quantité de résidus végétaux restant à la surface du sol, sa compaction, son contenu en matière

TABLEAU 20

Opérations typiques, avantages et inconvénients des divers systèmes de travail du sol

Système	Opérations typiques	Résidus (%)	Principaux avantages	Principaux inconvénients
Charrue avec tracteur (travail conventionnel)	Labour, 2 passages de disques, semis; passage(s) du cultivateur et/ou application d'herbicide pour le contrôle des mauvaises herbes	0-10	Prépare un bon lit de semence;excellent pour incorporer les résidus de culture	Pas de contrôle de l'érosion; coût élevé de l'équipement et du carburant; sa réalisation dépend des conditions climatiques; peut endommager la sol; n'est pas recommandé pour les sols pierreux; pertes importantes de l'humidité du sol
Charrue à traction animale (travail conventionnel)	Labour (1 ou 2); hersage (1 ou 2); planage;semis; passage(s) du cultivateur et binage et/ou contrôle chimique des mauvaises herbes	0-10	Permet la préparation de petites parcelles; contrôle possible des mauvaises herbes près des rangs de maïs à l'aide d'un cultivateur,même si les lignes ne sont pas parfaitement parallèles	Lent; pas de contrôle de l'érosion; sa réalisation dépend des conditions climatiques; nécessite de forts animaux de trait
Houe manuelle (travail conventionnel)	Travail à la houe; planage; semis; contrôle des mauvaises herbes à l'aide d'une houe	0-10	Permet la préparation de très petites parcelles; préparation du lit de semences et contrôle des mauvaises herbes en culture relais	Pas de contrôle de l'érosion seulement possible pour de très petits champs de maïs
Pulvérisateur *offset*(travail minimum)	Passage du pulvérisateur offset; semis; passage du cultivateur et/ou application d'herbicide pour le contrôle des mauvaises herbes	30+	Bon contrôle de l'érosion; bonne incorporation des résidus; nombreuses options de gestion du sol	Ne pénètre qu'à 10-15 cm; nécessite une force de traction importante; ne convient pas aux sols pierreux; perte importante d'humidité du sol
Chisel(travail minimum)	Passage du *chisel*; hersage; semis; contrôle des mauvaises herbes principalement chimique	30+	Bon contrôle de l'érosion; s'adapte à beaucoup de types de sol; options de gestion du sol particulièrement nombreuses	Peut conduire à une sur-préparation des sols; nécessite une force de traction importante; ne convient pas aux sols rocailleux; perte importante d'humidité du sol
Non travail du sol mécanisé (travail du sol de conservation	Dessiccant+ application d'un herbicide résiduel; semis en sol non préparé avec un semoir mécanique équipé de coutres cannelés	65-90	Contrôle maximum de l'érosion; bas coûts de main d'œuvre et de carburants; nécessite peu de force de traction; convient aux sols grossiers; améliore la texture des sols; moins de perte d'humidité; meilleure utilisation de l'eau de pluie	Pas de possibilité d'incorporer des résidus, si nécessaire; ne convient pas aux sols mal drainés; plus grande dépendance aux herbicides
Non travail du sol avec un bâton pour semer(travail du sol de conservation)	Nettoyage du champ à la machette et utilisation optionnelle d'un dessiccant + herbicide résiduel; semences déposées dans les trous faits à cet usage	100	Contrôle maximum de l'érosion; ne nécessite aucune machine; bas coût; convient à tous types de pentes et présence de pierres; améliore la structure du sol, pertes en eau limitées; meilleure utilisation de l'eau; l'utilisation des herbicides diminue lorsque le système est établi	Pas de possibilité d'incorporer des résidus, si nécessaire; ne convient pas aux sols mal drainés; peut conduire à l'utilisation de quantités importantes d'herbicides

TABLEAU 21
Coûts opérationnels et temps nécessaires à la préparation des terres pour le système conventionnel et le système de non travail du sol

Système conventionnel			Système travail zéro		
Opérations[a]	*heures/ha*	*$EU/ha*	Opérations[b]	*heures/ha*	*$EU/ha*
Labour au tracteur + 2 hersages	2,9	41	Semis direct avec un tracteur + pulvérisation	1,2	15,60
Labour avec traction animale + 2 hersages tracé des sillons	33,5	32,80	Semis direct avec traction animale+ pulvérisation	4,5	4,0

[a]n'inclut pas les opérations de semis du maïs
[b]inclut les opérations de semis du maïs

Source: Adaptée de Skora Neto, 1993.

organique et l'incidence sur les insectes et maladies.

Le terme non travail du sol a de nombreux synonymes tels que absence de travail du sol ou semis direct. Tous les systèmes de préparation du sol présentent des avantages et des inconvénients. On devra choisir, dans la gamme de méthodes disponibles, celle qui permet d'optimiser la production et la productivité pour les conditions pédologiques, climatiques et socio-économiques rencontrées tout en optimisant la durabilité du système.

Du point de vue de la conservation des sols, la principale différence entre les divers types de travail du sol repose sur la quantité de chaume, herbes ou toute autre matière végétale laissée à la surface du sol. Les systèmes conventionnels ne laissent pratiquement pas de résidus à la surface du sol, aussi ne conviennent-ils pas dans les situations où les sols nus sont sujets à l'érosion. Inversement, les systèmes avec travail minimum du sol utilisant le *chisel* et le pulvérisateur *offset* fournissent quelque protection, spécialement si le mulch est laissé à la surface du sol (photo 50). L'inconvénient est que, comme ils requièrent des puissances de traction importantes, il y a peu de chances pour qu'ils soient adoptés par les petits agriculteurs, bien qu'il existe de petites sous-soleuses qui, tout en nécessitant une puissance de traction importante, peuvent être tirées par des animaux. Le non travail du sol convient aussi bien pour un travail mécanisé que pour un travail entièrement manuel. Bien que les systèmes de travail du sol réduit laissent environ 30 pour cent de matériel végétal à la surface du sol servant de mulch, le non-travail du sol, mécanique ou manuel, est le seul à laisser tous les résidus en place et à ne pas déranger le sol. Ces résidus sont importants pour la réduction de l'érosion par l'eau et le vent et pour le recyclage des éléments nutritifs dans le sol. Les effets des résidus sur la durabilité dépendent de la quantité de mulch, de la proportion de sol recouverte par celui-ci et de sa persistance à la surface du sol. La persistance dépend du contenu en cellulose et lignite du matériel végétal utilisé et du rapport C:N. Pour cette raison, les céréales fournissent un mulch plus persistant que les légumineuses, ce qui est très important pour conserver l'eau dans le sol dans le cas de courtes périodes de sécheresse (Munawar *et al.*, 1990).

Skora Neto (1993) compara au Brésil le coût/ha des opérations physiques liées à la préparation des sols pour le semis du maïs en systèmes traditionnels et de non travail du sol, avec traction mécanique ou animale (tableau 21). Cette étude montra que le non travail du sol permettait des économies importantes de temps et d'argent.

Les types de sol et les conditions climatiques sont les deux facteurs aidant à identifier les systèmes les plus appropriés de travail du sol dans une situation donnée. La mise en culture de savanes et de jungles, ce qui est le cas pour la plupart des régions cultivées en milieu tropical, représente un changement radical pour des systèmes fragiles. Aussi, en cas de mauvaise gestion, ces sols perdent-ils rapidement leur potentiel de production. Toutefois, lorsque les conditions suivantes sont réunies: (i) terrain plat; (ii) sol profond peu sensible au compactage et à l'érosion et convenant aux systèmes de culture intensifs; (iii) ne nécessitant pas de pratiques de conservation; (iv) en l'absence de facteurs limitant en matière de temps, d'énergie et de capital; la préparation des sols pour la production du maïs peut se faire de manière conventionnelle. Dans les autres cas énumérés ci-dessous on devra avoir recours à un travail de conservation des sols:

- lorsque le sol est sensible à l'érosion hydrique et/ou éolienne et à la perte de matière organique;
- lorsque la structure des sols est très dégradée, sous des systèmes de cultures intensifs qui entraînent la formation d'une croûte à la surface du sol et l'existence d'une semelle de labour entraînant une mauvaise infiltration de l'eau;
- pour éviter l'érosion et la perte de sol, lorsqu'il est nécessaire de mettre en culture des terres en pente;
- lorsque le temps nécessaire à la préparation des sols est limité;
- lorsque le coût de préparation des terres est élevé (équipement, carburant et/ou main d'œuvre);
- lorsqu'il existe de sérieuses inquiétudes sur la durabilité des ressources naturelles, plus précisément des sols et de l'eau nécessaires pour alimenter les futures générations en croissance continue.

La plupart, sinon l'ensemble, de ces problèmes se posent dans les sols des régions tropicales. Dans de tels cas, il ne fait aucun doute que le système de conservation qui convient le mieux pour la production du maïs est le non travail du sol, car il est le seul à assurer une production durable.

On a produit le maïs sans travail du sol pendant environ 5 000 ans. Aujourd'hui, avec la dégradation de la structure des sols qui touche de grandes régions à la suite de siècles de systèmes de production intensifs ou semi-intensifs dans la plupart des régions agricoles du monde et en particulier dans les régions tropicales, le besoin de se tourner vers des systèmes de production plus aptes à la conservation des sols est une priorité. Dans beaucoup d'endroits, la détérioration de la structure des sols est telle qu'elle met en danger l'avenir de la production des cultures de vastes régions.

Chez les petits agriculteurs, les procédés modernes de non travail du sol impliquent les opérations suivantes: (i) fauche des herbes et des repousses de végétaux à l'aide d'une machette; (ii) application d'herbicides avec une pompe à dos pour le contrôle des mauvaises herbes (bien que le mulch, lorsqu'il est en quantité suffisante, empêche par son effet d'ombrage la germination et la croissance des herbes annuelles); (iii) semis direct à travers le mulch grâce à l'ouverture de trous de semis (5 à 10 cm de profondeur) à l'aide d'un bâton pointu ou d'une lame très étroite; et (iv) couverture des semences avec de la terre non tassée. Tous les résidus végétaux sont ainsi conservés et les engrais et amendements sont épandus à la volée sur la surface du sol. On peut aussi apporter sur la culture les résidus et autres déchets organiques produits sur les champs voisins ou à la ferme (Lal, 1993). La mécanisation des opérations constitue la principale différence entre le non travail du sol sur les grandes et le non travail du sol sur les petites exploitations agricoles.

Opérations recommandées pour le travail du sol

Dans les deux cas, systèmes de travail du sol conventionnels ou minimums, le sol ne doit pas être trop travaillé. Dans le cas de systèmes

conventionnels, le labour et un seul hersage doivent suffire lorsque l'on opère sur un sol avec une humidité appropriée. Lal *et al.* (1990) indiquèrent que les opérations mécanisées réduisaient les tâches ingrates en limitant le recours à la main d'œuvre. Ils déclarèrent que l'on pouvait faire de substantielles économies d'énergie: (i) en utilisant le non travail du sol chaque fois que cela était possible; (ii) en utilisant un *chisel* ou des charrues à disques; (iii) en évitant de réaliser un premier labour à une profondeur supérieure à 20 cm; (iv) en réduisant le nombre de façons culturales secondaires et en ne dépassant pas 10 cm de profondeur; (v) en travaillant avec la vitesse la plus élevée possible et en réduisant les gaz; (vi) en s'assurant que le matériel de travail du sol était correctement réglé; et (vii) en utilisant du matériel adapté à la taille du tracteur.

Le travail en situation de taux d'humidité élevé des sols argileux, comme les vertisols, entraînera la formation de mottes qui impliqueront de nombreux hersages pour les réduire. En non travail du sol, on devra prendre soin de couper en petits morceaux, à l'aide d'une machette ou d'un broyeur, les herbes et/ou les restes de la culture précédente, de telle façon qu'en cas d'utilisation d'herbicides ceux-ci soient répartis d'une façon uniforme , facilitant ainsi les opérations de semis à la main ou avec un semoir.

Dans le cas de l'utilisation d'un dessiccant de contact, celui-ci devra être appliqué environ une semaine avant le semis afin de dessécher les herbes pour faciliter les opérations de semis. En conditions climatiques chaudes, on utilise un herbicide sélectif à base d'hormones tel que le 2,4-D (s'il n'y a que des dicotylédones) ou un herbicide non sélectif tel que le glyphosate (en cas de présence à la fois de monocotylédones et dicotylédones); il devra être appliqué au moins une semaine avant que la végétation ne soit coupée. Lorsque la température est fraîche, l'application d'herbicides devra être faite deux semaines avant le découpage des herbes de façon à permettre une translocation de l'herbicide des feuilles vers les racines. Les herbicides résiduels utilisés dans tous les systèmes de travail du sol, tels que les triazines, seules ou mélangées avec de l'alachlore ou du métachlore, doivent être appliqués dans la semaine qui suit le semis.

VARIÉTÉS

L'instabilité des variétés en matière de rendement est la principale source de risque qui retient les agriculteurs d'investir dans des techniques améliorées qui pourraient augmenter la production et aboutir à une utilisation plus efficace des ressources. D'après le CIMMYT (1991), un grand nombre de résultats montrent que les rendements des variétés améliorées sont, la plupart du temps, plus élevés et plus stables dans les environnements où celles-ci sont adaptées que ceux des variétés locales. Les germplasms améliorés possèdent des caractères de stabilité du rendement qui perdurent dans le temps et dans l'espace. Un grand nombre de bons à très bons hybrides et de variétés améliorées existent pour la plupart des méga environnements du monde, y compris pour les régions agro-écologiques tropicales et subtropicales. Ces hybrides et variétés ont été créés principalement à travers des programmes de coopération internationale où la participation active des sélectionneurs locaux a eu une importance primordiale. Néanmoins, malgré ces résultats – fruits de l'application des connaissances scientifiques et des compétences et efforts de nombreux sélectionneurs, phytopathologistes, entomologistes et agronomes –, le potentiel de ces variétés améliorées n'a pas toujours été correctement exploité au niveau des agriculteurs traditionnels des régions tropicales. Les mauvaises techniques culturales, le manque d'intrants, les facteurs biotiques et abiotiques non favorables ou une combinaison de ces facteurs, sont probablement responsables de la faible expression de la supériorité des constitutions génétiques améliorées qu'on leur prête. Par

exemple, les variétés modernes à paille courte nécessitent des densités de semis plus élevées que celles des variétés locales, faute de quoi leur rendement sera probablement plus faible que celui de ces variétés locales. Toutefois, elles n'exprimeront par leur rendement potentiel si elles sont cultivées sur des terres mal arrosées par des pluies irrégulières et sans un minimum d'intrants. De plus, dans le but d'étaler les risques, les agriculteurs de subsistance cultivent souvent le maïs en association avec des haricots, des courges, du manioc et d'autres cultures dans des systèmes complexes où les céréales partagent les éléments nutritifs, la lumière et l'eau avec des espèces compétitives. Si la gestion d'une variété améliorée n'est pas bien menée, son rendement sera probablement réduit. En dépit des mauvaises techniques culturales, beaucoup de nouvelles variétés sont capables d'exprimer quelques avantages tels que la tolérance à la toxicité aluminique, la tolérance à la sécheresse, la résistance à la verse, la résistance aux insectes et aux maladies, qui leur confèrent une meilleure stabilité du rendement et contribuent ainsi au bien-être des populations rurales.

L'utilisation de variétés tolérantes aux pH bas est une façon de résoudre, au moins partiellement, un problème d'acidité sans coût additionnel. Une autre solution est l'apport de chaux, intrant supplémentaire avec un coût pour la culture. Le chaulage ne pouvant corriger l'acidité que de la couche superficielle du sol, la solution idéale est le chaulage associé à l'utilisation d'une variété tolérante à la toxicité aluminique.

Il existe chez les populations de maïs divers degrés de tolérance associés à la capacité de la plante à transférer l'aluminium des racines vers les feuilles, d'où le fait que certains génotypes sont plus tolérants que d'autres. Le Centre de la recherche nationale du maïs et du sorgho de l'EMBRAPA au Brésil a développé des germplasms à large base génétique tolérants à l'aluminium. Les scientifiques du CIMMYT basés en Colombie ont collaboré avec l'Institut colombien de la recherche agricole (ICA) pour la production de variétés tolérantes à l'aluminium.

DATE DE SEMIS

Les semis d'une culture à une date et à une densité optimales sont les intrants gratuits les plus importants. L'époque des semis sera manifestement déterminée par la date de la première pluie utile. Pour une variété donnée, l'exploitation des meilleures conditions climatiques en termes de température et de pluviométrie nécessite le recours à l'expérimentation. Dans certaines régions, le pré-trempage des semences pendant une nuit dans de l'eau tiède accélère la germination, ce qui est important lorsque les températures sont basses au moment du semis.

Les informations sur le développement des populations d'insectes vecteurs qui transmettent les maladies virales, la probabilité de tempêtes ou de grêles à certaines époques de l'année et le cycle des maladies peuvent être des éléments très importants dans le choix de la meilleure variété pour échapper à ces dégâts. Pour les variétés locales, les dates traditionnelles de semis observées par les agriculteurs sont le fruit d'une longue expérience; elles permettent souvent d'éviter les périodes de pluviométrie excessive ou de sécheresse à des stades où le maïs est le plus sensible, tels que la floraison par exemple. Le bien-fondé de ces dates devra être vérifié par des expérimentations.

Un des principaux problèmes du semis du maïs est le début irrégulier de la saison des pluies qui caractérise certaines régions, où des averses intermittentes tendent à favoriser la croissances des mauvaises herbes avant que les pluies ne soient réellement établies. Les agriculteurs sèment alors sur des champs herbeux, sauf s'ils refont un labour léger (Mwania, Shiluli et Kamidi, 1989). La germination peut être sérieusement affectée si le semis est réalisé au tout début des pluies et que celles-ci s'arrêtent pendant environ plus

de cinq jours. Parfois, les pluies mettent beaucoup de temps à revenir et les agriculteurs réalisent trop tard qu'ils auraient dû ressemer, exercice qu'ils considèrent comme coûteux.

Les essais de date de semis conduits sur de nombreuses saisons permettent d'obtenir une information précieuse sur l'interaction génotype x environnement et d'identifier les variétés présentant la meilleure stabilité au cours des saisons.

PROFONDEUR DE SEMIS

Quel que soit le système de travail du sol utilisé, la semence – traitée avec des fongicides et des insecticides lorsque cela est jugé nécessaire – doit être placée à une profondeur correcte, généralement 5 à 10 cm. Cette opération permet d'assurer un bon contact avec le sol humide afin d'empêcher le dessèchement et d'assurer ainsi une bonne croissance du coléoptile jusqu'à la surface du sol. Des semis plus profonds sont nécessaires lorsque la température du sol est très élevée, particulièrement en l'absence de mulch. On doit éviter les semis trop en surface lorsque l'humidité est limite, car ils peuvent non seulement mettre en danger la germination mais ils aussi causer des levées irrégulières avec des plantules plus faibles en compétition avec des plantes ayant germé plus rapidement.

Edmeades (1990) signala qu'au Ghana des semis profonds (8cm) et le tassement du sol autour de la semence avaient significativement amélioré la levée. Ceci est particulièrement important en sol sableux dans les régions semi-arides.

La présence de mottes, qui empêchent un bon contact entre le sol et la semence, est responsable de germinations faibles et irrégulières. Les sols sujets à la formation de croûtes doivent faire l'objet de semis direct avec un bon mulch (non travail du sol). S'ils sont ensemencés après un travail du sol conventionnel, la croûte devra être brisée juste avant la sortie des plantules à l'aide d'un travail du sol très superficiel.

SYSTÈMES DE SEMIS

Dans le cas du travail du sol conventionnel, le maïs pourra être semé en faisant des trous à l'aide d'un bâton, d'une machette ou d'une houe, ou en plaçant les semences dans un sillon ouvert avec un petit araire en bois ou une charrue. On peut réaliser un semis mécanisé à l'aide d'une canne de semis simple ou d'une canne munie de deux réceptacles, connue au Brésil sous le nom de *matraca*, permettant à la fois le semis et la fertilisation (photo 52). Pour les semis de plus grandes parcelles, avec ou sans travail du sol, on peut utiliser des semoirs à un ou plusieurs rangs.

Tous les semoirs, quels que soient leur dimension et leur mode de traction, animale (photo 53) ou tractée (photo 54 et photo 55), creusent un trou (à l'aide de plantoirs à disque simple ou double) dans lequel la semence est déposée à intervalles plus ou moins réguliers. Ils disposent les semences selon la densité adoptée, les recouvrent et tassent le sol alentour avec une roue-plombeuse qui assure un bon contact avec le sol.

Les semoirs permettent aussi les apports d'engrais et certains modèles comprennent un système réglable permettant l'application de pesticides. Les semoirs adaptés au non travail du sol doivent obligatoirement être pourvus d'équipements supplémentaires pour convenir au type de terrain à semer et à la présence de mulch, car l'ouverture du sillon est gênée par les résidus végétaux à la surface du sol. Dans de tels cas, un coutre cannelé est placé devant l'outil servant à ouvrir le sillon. Grâce à sa forme, ce coutre peut découper les résidus et permettre l'ouverture d'un sillon étroit où sera déposée la semence (Muhtar, 1991).

Le CIMMYT a développé un petit semoir, bon marché, connu sous le nom de *chiquita* (photo 56) qui peut être tiré par un animal ou par un tracteur. Le CIMMYT au Mexique peut fournir sur simple demande les instructions et plans détaillés pour la fabrication de ce semoir qui peut être réalisé par un forgeron peu qualifié.

TABLEAU 22
Densités optimales recommandées par le CIMMYT pour le maïs semé en basses terres tropicales

Hauteur de plante (*m*)	Jours à 50% de floraison mâle	Densité optimale (*plantes/ha*)	Densité recommandée (*plantes/ha*)
1,6 - 1,8	<50	85 000	60 000
1,8 - 2,0	50-55	78 000	55 000
2,0 - 2,2	55-60	70 000	50 000
2,2 - 2,4	>60	65 000	45 000

Source: Basée sur le travail de Lafitte, 1994

D'autres modèles de semoirs pour semis directs sont fabriqués et disponibles en Argentine, au Mexique et plus particulièrement au Brésil où les équipements pour le système non travail du sol sont très utilisés. Au Brésil, plusieurs constructeurs fabriquent des semoirs (photo 57), des pulvérisateurs (photo 58 et photo 59) et des sous-soleuses de différentes tailles et pour différents usages qui peuvent être soit tirées par un animal soit tractées. Kalemu, Temesgen et Tilahun (1992) décrivirent plusieurs pièces d'équipement utilisées en Afrique, y compris des instruments aratoires, des socs et des semoirs à disques dessinés et/ou testés par le Centre de recherche en matériel agricole (AIRIC) en Ethiopie, et spécialement destinés aux petits agriculteurs.

DENSITÉ DE SEMIS ET ESPACEMENT

La densité de culture recommandée pour une variété donnée est inférieure d'au moins 20 à 30 pour cent à la densité optimum trouvée en expérimentation en l'absence de facteurs limitant. Les variétés différant de par la précocité, la réponse à la date de semis, la prolificité, la hauteur de plante, le comportement à la verse et l'architecture de plante, et les conditions de culture variant selon la fertilité des sols, l'humidité, la présence de facteurs biotiques adverses, la densité et l'espacement devront être déterminés pour chaque cas. La détermination de la densité et de l'espacement devra aussi prendre en compte les facteurs supplémentaires suivants: utilisation finale de la culture (grain ou fourrage), taille optimum de l'épi pour sa commercialisation, type de cultures multiples et germination.

En Inde, on considère des espacements de 60 x 25 cm ou 75 x 20 cm comme plus pratiques que des interlignes plus étroits car ils permettent le travail des bœufs et des tracteurs (Sing, 1987). Le tableau 22 montre les densités recommandées par le CIMMYT en fonction de la taille de la plante et de la précocité. Il est bon de noter que les densités recommandées sont nettement inférieures aux densités optimales. Dans les régions où les risques de sécheresse sont importants, les densités recommandées devront être encore plus faibles.

On obtient la densité recommandée en réduisant la densité optimale de 30 pour cent. Pour une densité optimale de 85 000 plantes, la densité recommandée se calculera de la façon suivante:

85 000 – (85 000 x 0,30) ≈ 60 000 plantes/ha

Toutefois, si l'on s'attend à perdre 20 pour cent des plantes entre le semis et la récolte, la dose de semis recommandée sera alors ajustée à la hausse:

60 000 x 120/100 = 72 000 semences/ha

Si 1 kg de semences d'une variété contient 3 000 grains, on aura alors besoin de 25 kg de

Copyrighted material

TABLEAU 23

Eléments nutritifs prélevés du sol par la plante de maïs pour différents niveaux de rendements

Parties de la plante	Rendement (*t/ha*)	Eléments nutritifs extraits (*kg/ha*)				
		N	P	K	Ca	Mg
Rendement en grains	1,0	25	6	15	3,0	2,0
Reste de la plante	1,5	15	3	18	4,5	3,0
Total	**2,5**	**40**	**9**	**33**	**7,5**	**5,0**
Rendement en grains	4,0	63	12	30	8,0	6,0
Reste de la plante	4,0	37	6	38	10,0	8,0
Total	**8,0**	**100**	**18**	**68**	**18,0**	**14,0**
Rendement en grains	7,0	128	20	37	14,0	11,0
Reste de la plante	7,0	72	14	93	17,0	13,0
Total	**14,0**	**200**	**34**	**130**	**31,0**	**24,0**

semences (Lafitte, 1994). Les agriculteurs qui sèment leur maïs dans des trous creusés au bâton ont tendance, pour gagner du temps et ménager leurs efforts, à réduire le nombre de trous et à mettre plusieurs graines par trou. L'expérience a montré que lorsque l'on met plus de deux graines par poquet, le rendement en grain est diminué par rapport à une même densité de semis obtenue avec une à deux graines par poquet, en raison de la compétition pour l'eau, la lumière et les éléments nutritifs. Lorsque quatre plantes ou plus poussent dans le même poquet, une à trois d'entre elles seront habituellement stériles. La taille de l'épi et par conséquent son poids diminuent lorsque la densité augmente; cette réduction peut être moins importante pour les variétés prolifiques. Edmeades (1990) observa au Ghana une diminution significative du rendement lorsqu'il y avait plus de deux plantes par poquet; cette diminution était plus importante pour les densités élevées.

Les rendements les plus élevés sont généralement obtenus avec une moyenne de 150 à 180 g de grain par plante. Les très gros épis (c'est-à-dire plus de 350 g) sont associés à des densités très faibles et inversement les épis très petits sont produits à des densités très élevées. On peut généraliser et dire que le rendement en grain augmente linéairement avec la densité, jusqu'à ce que la concurrence pour les éléments nutritifs, l'eau et la lumière produisent des effets multiples qui, combinés, entraînent une réduction très importante du rendement, se manifestant par des épis plus petits, un nombre réduit de grains – dû principalement à l'augmentation de l'intervalle émission de pollen/sortie des soies (protandrie) –, des plantes stériles, de fortes verses et des bris de tiges. Dans des champs de très grandes dimensions dans des régions sans vent, même le dioxyde de carbone peut devenir un facteur limitant. Avec la densité, le contenu protéique des grains diminue, il en est de même avec le tryptophane qui est normalement déficient chez le maïs.

FERTILISATION

L'amélioration de la durabilité implique une réduction du recours aux ressources extérieures et non renouvelables et une minimisation des impacts nuisibles à l'environnement des systèmes agricoles tout en maintenant ou améliorant leur productivité et profitabilité. Pour ce faire, les agriculteurs des régions tropicales et subtropicales sont parfois obligés d'avoir

recours aux produits agrochimiques (engrais, insecticides, herbicides et fongicides); ils devront alors les choisir correctement, les utiliser à des doses appropriées et au bon moment. A partir de l'étude de données expérimentales de plusieurs sources, Sanchez (1976) estima la quantité d'éléments nutritifs qu'une culture de maïs grains devait extraire du sol pour différents niveaux de rendements (tableau 23).

Ces chiffres peuvent servir de guide pour estimer les quantités d'éléments nutritifs nécessaires pour atteindre certains niveaux de rendements, à condition que les autres facteurs biotiques et abiotiques de production soient présents à un niveau suffisant et n'interfèrent pas dans l'obtention du rendement visé.

Les engrais étant des intrants coûteux, il est important de prendre en compte la production potentielle d'un sol avant de décider de la quantité d'engrais à appliquer. Cette étude est principalement basée sur:

- l'enracinement et la profondeur du sol (la profondeur utile des racines diminuera en présente de toxicité aluminique);
- la présence d'une semelle de labour qui diminue la pénétration des racines (réduit le rendement potentiel);
- la texture (les sols lourds ont un potentiel de production supérieur à celui des sols légers);
- la pluviométrie totale et la répartition des pluies durant le cycle végétatif (plus il y aura d'eau, plus les éléments nutritifs seront efficacement utilisés par les plantes);
- le rendement potentiel et la longueur du cycle de la variété;
- la gestion de la culture, en terme de préparation du sol, densité de la culture et contrôle en temps et efficacité des mauvaises herbes; et
- le savoir-faire et la technicité de l'agriculteur.

En général, la consommation d'éléments nutritifs commence, à un niveau très faible, avant que le coléoptile n'émerge de la surface du sol. Néanmoins, comme le système racinaire est encore très réduit, la concentration en éléments nutritifs de la racine doit être suffisamment importante pour permettre une croissance rapide à ce stade précoce. Ceci est particulièrement important dans les hautes terres tropicales où les températures basses au moment des semis peuvent réduire l'absorption des éléments nutritifs du sol entraînant un ralentissement de la croissance. Dans ces conditions, il est recommandé de placer, sous les semences au moment du semis, une petite quantité d'éléments nutritifs qui sera accessible aux racines séminales.

Les taux d'accumulation de l'azote (N), du phosphore (P) et de la potasse (K) varient chez le maïs en fonction du stade de croissance de la plante, comme le montre la figure 8, où chaque trio de barres est disposé dans cet ordre.

Au moment où les plantes ont atteint le stade six feuilles (V6) elles auront absorbé environ 5, 3 et 5 pour cent de leur consommation totale respective de N, P et K. Bien que la quantité d'éléments nutritifs absorbée par la plante à ce stade soit relativement faible, la taille finale de l'épi et des autres parties de la plante dépendra dans une large mesure de la disponibilité en éléments nutritifs à ce stade précoce de développement. Aprés le stade V6, en raison du développement et de la bonne distribution du système de racines adventives dans le sol, un positionnement précis de l'engrais n'est plus critique, sauf si des symptômes de déficience en azote commencent à apparaître. Dans ce cas, on recommande de placer l'engrais près des lignes, tout en évitant d'endommager les racines avec les outils agricoles. Du stade dix feuilles (V10) aux phases reproductives, les plantes connaissent une rapide accumulation d'éléments nutritifs et de matière sèche en absorbant environ 10, 10 et 18 pour cent de leur consommation totale respective de N, P et K. Le stade douze feuilles (V12) est critique pour la gestion de la fertilité, car c'est à ce moment que se décide la taille de l'épi. Un déficit en éléments nutritifs à ce stade peut réduire sérieusement le nombre potentiel de

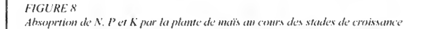
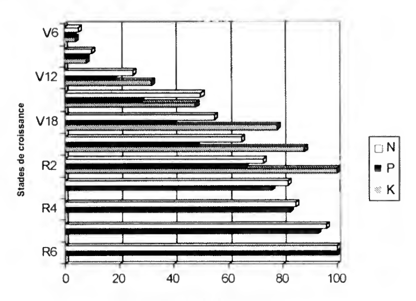


FIGURE 8
Absoprtion de N, P et K par la plante de maïs au cours des stades de croissance



Source: Basé sur Ritchie, 1984

VE Le coléoptile sort de la surface du sol.

V1 La ligule de la première feuille est visible (le sommet de la première feuille est toujours arrondi).

V2 La ligule de la deuxième feuille est visible.

Vn La ligule de la feuille de rang «n» est visible.

(«n» est égal au nombre final de feuilles qui est généralement compris entre 16 et 22, mais à la floraison les 4 ou 5 feuilles les plus basses ont disparues.)

VT La dernière ramification de la panicule est complètement visible. Remarquez que cela n'est pas la même chose que la floraison mâle qui correspond au début de l'émission de pollen (anthèse).

R1 Les soies sont visibles sur 50% des plantes.

R2 Stade du gonflement. Les grains sont remplis d'un fluide clair, l'embryon est alors visible.

R3 Stade laiteux. Les grains sont remplis d'un fluide blanc laiteux.

R4 Stade pâteux. Les grains sont remplis d'une pâte blanche.

R5 Stade denté. Les sommets des grains sont remplis d'amidon compact et si le génotype est de type denté, les grains sont dentés.

Une «ligne laiteuse» est alors visible sur le grain vu de profil chez les deux types corné et denté.

R6 Maturité physiologique. Le point noir est visible à la base du grain. L'humidité est généralement aux environs de 35%.

Source : Indentification Production Problem in Tropical Maize, CIMMYT, H.R. Lafitte, 1994

grains et la taille de l'épi à la récolte. A ce stade, les plantes peuvent avoir consommé jusqu'à 25, 20 et 35 pour cent de leur consommation totale de N, P et K. Le stade quinze feuilles (V15) est crucial pour la détermination du rendement final et, à ce moment, l'accumulation d'éléments nutritifs et de matière sèche est extrêmement rapide; les plantes ont en effet absorbé 50, 30 et 50 pour cent de leur consommation totale de N, P et K. A partir de V15 de grandes quantités d'éléments nutritifs sont transloqués des différentes parties de la plante vers l'épi en cours de formation et vers les jeunes grains lorsqu'ils ont atteint le stade gonflé (R2). L'accumulation d'éléments nutritifs et de matière sèche continue à un rythme accéléré et au stade V18 les plantes ont absorbé environ 55, 42 et 80 pour cent de leur consommation totale de N, P et K. A partir de ce stade, la consommation de N et K ralentira. Au stade VT (panicule complètement sortie), les manques d'eau et d'azote ralentiront le développement de l'épi, augmentant l'intervalle entre le début de l'émission de pollen et la sortie des soies. Si le stress est grave, l'émission de pollen sera terminée au moment où les soies des ovules supérieurs de l'épi deviendront visibles, ce qui peut entraîner des réductions très importantes de rendement. A la sortie des soies (R1), les plantes ont absorbé environ 65 pour cent de leur consommation totale en N, 50 pour cent de leur consommation totale en P et 90 pour cent de leur consommation totale en K. L'analyse foliaire des éléments nutritifs au stade R1 est étroitement corrélée avec le rendement final en grain et avec la réponse du rendement aux engrais. Au stade R2, l'absorption de N et P continue régulièrement, alors que l'absorption de K est terminée. A partir de ce moment, des quantités importantes de N, P et K migrent des feuilles et de la tige vers l'épi et plus particulièrement vers les grains. Au stade R5, normalement deux ou trois semaines avant que le grain n'atteigne la maturité physiologique, la forme dentée apparaît chez les variétés dentées; la consommation de N et P par la plante est alors virtuellement terminée. A partir de ce stade ces éléments nutritifs vont migrer de la tige, des feuilles, des spathes, de la rafle et de la panicule vers les grains.

On peut optimiser l'utilisation d'engrais commerciaux en étudiant soigneusement les doses et les moments de leurs apports, en particulier pour N et K, afin d'augmenter leur efficacité. A cet égard, le fractionnement de l'apport de ces éléments, particulièrement sous les climats à forte pluviométrie, est nécessaire, au moins jusqu'à ce que des engrais à diffusion lente soient disponibles à un prix intéressant.

Azote

L'utilisation d'engrais acidifiants tels que l'urée, l'ammoniaque anhydre et d'autres sources d'ammoniaque, doit être proscrite dans les sols acides. La nitrification des nitrates d'ammoniaque (NH_4^+) donne naissance à de l'hydrogène qui fait baisser le pH des sols.

Le tableau 24 présente l'effet à court et long terme des engrais azotés les plus courants sur l'acidité des sols. L'utilisation d'engrais ayant un effet résiduel acidifiant présente un inconvénient dans les sols acides et un avantage dans les sols alcalins. En effet la base ammonium de l'engrais diminue le pH en libérant des ions H par un processus de nitrification dans lequel NH_4^+ est converti en NO_3^- + $4H^+$. Inversement, les nitrates de sodium, de potassium et de calcium, qui sont des ions basiques, augmentent le pH.

Les engrais azotés sont peu efficaces puisque seuls quelques 50 pour cent des apports d'azote dans le monde sont récupérés par les cultures. Les pertes peuvent être, au moins partiellement, contrôlées par une bonne gestion du moment des apports et de leur fractionnement et par le contrôle de la vitesse de la dissolution des engrais azotés en utilisant des formes granulées enrobées. La FAO (1983) signale que l'enrobage de l'urée avec des tourteaux d'huiles non comestibles, réalisés en Inde à partir de diverses espèces, inhibe l'activité des

TABLEAU 24
Effets à court et à long terme des engrais azotés en fonction de l'acidité

Engrais	Effet immédiat ou à court terme	N %	Autres composantes %	Effet à long terme
Nitrate d'ammoniaque	Aucun	33,5-34,0	50 NH_4 et 50 NO_3	Modérément acide[a]
Sulfate d'ammoniaque	Aucun	20,5		Très acide
Phosphate d'ammoniaque	Basique parce qu'il libère une molécule de NH_4^+	18-21	20-23 P	Modérément acide[a]
Urée	Très légèrement basique	45-46	-	Modérément acide[a]
Nitrate de soude	Très faible	16	-	Basique
Nitrate de chaux	Très faible	15,5	-	Basique
Nitrate de potasse	Très faible	13,5	38 K	Basique

[a] Il faut environ 4 à 8 kg d'équivalent carbonate de calcium pour neutraliser l'acidité résultant de l'apport de chaque kg d'azote de ces engrais.
Source: basée sur le travail de Aldrich et Leng, 1972.

organismes nitrifiants en raison de la présence d'alcaloïdes acides. Les engrais azotés enrobés chimiquement, en particulier avec la nitrapyrine – inhibiteur de la nitrification qui agit par action sélective contre la bactérie *Nitrosema* –, ont aussi été utilisés dans d'autres pays. Ces produits retardent la nitrification des ions ammonium quand ils sont appliqués aux engrais azotés tels que l'urée et l'ammoniaque anhydre.

Phosphore

La gestion de P est assez simple dans les sols à faible pouvoir de fixation, puisque de faibles doses peuvent être épandues à la volée et incorporées ou localisées en bandes près des lignes de culture. Mais dans les sols qui fixent le phosphore, la fixation est accrue lorsque P est épandu à la volée. Dans ce cas, lorsque le maïs est semé à la main, P peut être mis dans un trou très proche du trou où la semence a été placée. En cas de semis mécanique, il doit être placé sur une ligne proche de la ligne de semis et légèrement en dessous.

Les très fortes températures ainsi que les températures très basses réduisent l'absorption de P par les plantes. Lorsque les températures sont très basses, les symptômes de déficience en P se manifestent très clairement sur les jeunes plantes de maïs par une coloration pourpre des feuilles.

Pour les sols acides qui fixent des quantités importantes de phosphore, l'utilisation de phosphates de roche, qui sont pauvres en phosphates solubles, est plus efficace et plus économique que celle des engrais phosphatés plus solubles tels que les superphosphates simples et triples.

Le phosphate de roche est plus actif en sols acides et coûte de quatre à cinq fois moins cher que l'unité de P_2O_5 de superphosphate (Sanchez, 1976). Les phosphates de roche varient selon leur solubilité dans l'acide citrique.

L'acidité agit sur la solubilité puisque dans les sols acides les phosphates de fer et d'aluminium sont très peu solubles dans l'eau. Au fur et à mesure que le temps passe, le phosphore de ces composés nouvellement formés est de plus en plus fixé. Les pH les plus favorables à la solubilisation du phosphore se situent entre 5,5 et 7,0.

Le tableau 25 présente le contenu en P_2O_5 des engrais phosphatés commerciaux les plus courants (de 19 à 54 pour cent) et leur solubilité dans l'eau et l'acide citrique.

Les caractères suivants permettent d'évaluer le phosphate contenu dans les engrais: solubilité dans l'eau, solubilité ou insolubilité dans le citrate d'ammoniaque, quantité disponible et quantité totale. Le phosphate soluble dans l'eau est extrait des engrais en utilisant l'eau comme solvant. Le phosphate soluble dans le citrate est la partie non soluble dans l'eau, elle est extraite avec le citrate d'ammoniaque. La solubilité des différents engrais phosphatés dans l'eau est au moins aussi variable que la solubilité dans l'acide citrique. La somme de ces deux solubilités représente le phosphore disponible pour les plantes et constitue la façon normale d'évaluer ces engrais. La fraction connue comme étant non soluble dans l'acide citrique est le résidu laissé après extraction par l'eau et l'acide citrique. La somme de ces trois fractions représente le contenu total en phosphore d'un engrais.

Les cultures à croissance rapide comme le maïs répondent généralement mieux aux engrais phosphatés solubles, qui permettent une rapide croissance initiale de la plante. Lorsque les apports de P sont limités, la culture répondra mieux aux engrais riches en phosphates hydrosolubles, surtout si l'engrais est localisé près de la semence. Dans les sols acides, qui fixent de grandes quantités de phosphore, il est préférable d'apporter de plus faibles quantités d'engrais phosphatés solubles, tels que les phosphates naturels, qui présentent une bonne réaction en pH faible et qui présentent l'avantage d'être meilleur marché.

On utilise au Brésil deux systèmes de fertilisation dans le but de contrecarrer les effets de la fixation importante de P dans les sols acides. Pour le premier, appelé fertilisation de maintien, on localise un engrais phosphaté soluble sur la ligne de semis à cinq cm de la semence et cinq cm plus profond, dans le but de créer une zone riche en phosphate, qui parfois présente une

concentration élevée, supérieure aux limites d'absorption de la plante (EMBRAPA, 1993). En conséquence, le système racinaire tend à produire plus de racines dans la zone fertilisée que dans la zone non fertilisée. Au cours des cycles de culture, la fertilisation de maintien augmente le contenu du sol en phosphore. Le deuxième système, appelé fertilisation corrective, augmente le niveau de P par apport à la volée et incorporation de l'engrais; il demande un investissement important de la part de l'agriculteur. Tandis que le premier système vise à répondre aux besoins immédiats de la plante en P, le second système met l'accent sur la correction du niveau de fertilité du sol. Un compromis entre les deux systèmes consiste à effectuer des apports de P en bandes entre les lignes des plantes, ce qui corrige un volume limité de sol estimé à 10 pour cent sur une profondeur de 15 cm. De cette façon, on atteint une correction en créant une concentration appropriée d'engrais soluble et une absorption réduite, tout en laissant les racines explorer le volume du sol.

La fertilisation corrective est réservée aux agriculteurs ayant des ressources financières suffisantes, la fertilisation de maintien reste la seule possibilité pour les agriculteurs de subsistance à revenu faible.

L'efficacité du phosphore, mesurée en termes d'éléments nutritifs récupérés par la culture de maïs, est de 15 à 20 pour cent. Toutefois, on peut l'améliorer en saturant la capacité de fixation du phosphore avec des apports importants d'engrais phosphorés. Le coût de cette méthode est un sérieux inconvénient (FAO, 1983).

Potasse

A l'inverse du phosphore, la potasse est aussi bien absorbée par la plante lorsqu'elle est positionnée près de la ligne ou épandue à la volée. Elle ne doit pas être positionnée près de la semence en raison de sa forte teneur en sel, qui peut brûler l'embryon et réduire la germination. Aussi, lorsqu'il est appliqué en bande, doit-il être positionné sur le côté et au-dessous de la semence.

Le tableau 26 donne la liste des engrais potassiques les plus courants. Les résidus de

TABLEAU 25
Les engrais phosphatés les plus couramment disponibles

Engrais	Total P_2O_5 [a] (%)	% Solubilité dans		Autres éléments présents (%)
		Eau	Acide citrique à 2%	
Super phosphate simple	18-21	14-18	16-18	-
Superphosphate triple	42-46	38-40	40-44	-
Phosphate d'ammoniaque	50-54	46-50	48-52	11-12% N
Phosphate d'ammoniaque	42-46	38-40	40-44	18% N
Phosphates naturels	20-30	-	8-20	-

[a] Historiquement, le contenu en phosphore des engrais phosphatés est exprimé en pourcentage de P_2O_5 (anhydride phosphorique), bien que quelques chercheurs préfèrent l'exprimer en équivalent phosphore (pourcentage de P). La conversion du pourcentage de P_2O_5 en pourcentage de P se fait facilement en multipliant le pourcentage de P_2O_5 par le facteur 0,43. Ainsi, dans le cas du superphosphate triple, qui contient 46 pour cent de P_2O_5, 46 x 0,43 = 19,8 pour cent de P. Inversement pour transformer le pourcentage de P en pourcentage de P_2O_5, le multiplicateur devient 2,32.

la plante de maïs laissés sur le sol constituent une source importante de potasse, car le grain ne prélève que quelque 30 pour cent de cet élément, le reste retournant au sol avec les tiges, les feuilles et les autres parties de la plante.

Les fumiers sont une autre source importante de potasse. Ils contiennent de 0,5 à 2,5 pour cent de potasse suivant le type d'animal, sa nutrition, le stockage et la manipulation; ils fournissent de 2 à 15 kg de K/tonne.

Système non travail du sol: apports de N, P et K.

La façon la plus économique d'apporter l'engrais sans travail du sol est l'apport en surface sans incorporation au sol. Bandel, Mulford et Bauer (1984) comparèrent les méthodes d'apport en utilisant l'urée comme source d'azote et conclurent que les rendements étaient plus faibles lorsque l'urée était épandue à la volée que lorsqu'elle était incorporée au sol. Violic *et al.*, (1982) signalèrent une réponse positive des rendements de maïs lorsque l'apport de l'engrais azoté était localisé. Les engrais phosphatés en petits granules se dispersent mieux lorsqu'on les incorpore au sol que les engrais phosphatés en gros granules, bien que ces derniers puissent être utilisés s'ils sont suffisamment solubles dans l'eau.

Avec l'augmentation du développement du système racinaire en surface à la suite de l'absence de travail du sol avec mulch, les plantes peuvent utiliser plus efficacement les engrais concentrés à la surface, à condition que l'humidité du sol soit suffisante pour permettre la circulation et la diffusion des matières nutritives. Si l'eau manque à la surface du sol, la culture ne peut pas utiliser l'engrais qui y est placé. On s'est rendu compte que le risque d'observer un faible niveau d'humidité en surface était beaucoup moins important avec un travail du sol minimum qu'avec un travail du sol conventionnel (Pitman, 1981, cité par Lafitte, 1991). Pour cette raison, plusieurs auteurs croient que l'efficacité d'utilisation de l'engrais tend à être aussi bonne ou même meilleure avec un travail minimum du sol qu'avec un travail conventionnel.

L'absence de travail du sol qui a pour conséquence l'apport en surface de P et K aboutit à leur concentration à la surface du sol. La moyenne de 18 études présentées par Barreto (1991) montre une augmentation de 103 pour cent de la disponibilité de P dans les 10 premiers centimètres du sol en l'absence

TABLEAU 26
Les engrais potassiques les plus couramment disponibles

Engrais	% K_2O Total	K[a] (%)	Autres éléments présents (%)	
Chlorure de potassium, KCl	60-62	49,8-51,5	2,5	chlore
Nitrate de potasse, KNO_3	44	38,7	13,8	azote
Sulfate de potasse, K_2SO_4	50-52	41,5	18	soufre
Sulfate de potasse-magnésie, $K_2SO_4 \cdot MgSO_4$	22	18,3	11 22	magnésie +soufre

[a] Le dosage des engrais potassiques ne s'exprime généralement pas en potassium (K), mais en K_2O qui est l'expression normalisée. Comme on utilise les deux expression K et K_2O dans les publications techniques, il est utile de savoir que l'on peut convertir K_2O en K en multipliant par 0,83, et inversement les unités de K sont transformées en K_2O en multipliant par 1,2

de travail du sol par rapport au travail conventionnel du sol, ainsi qu'une tendance à l'accumulation de K dans ce même profil (31 pour cent de K en plus). D'autres études montrent que l'apport en surface de P en l'absence de travail du sol est plus efficace que l'apport en bande ou l'incorporation avec travail du sol conventionnel, mais qu'il n'y a pas de différences en ce qui concerne K. On a suggéré que le mulch, en aidant à maintenir l'humidité à la surface du sol, facilite la croissance racinaire avec pour conséquence un accroissement de la disponibilité de P en surface. Violic *et al.* (1982) montrèrent que le phosphore épandu à la volée en sol argileux (vertisols) avec un pH neutre est aussi efficace que l'apport localisé. Les résultats de plusieurs études montrent qu'en général, la disponibilité en P lorsqu'il est appliqué en surface est égale ou supérieure à la disponibilité en P lorsqu'il est incorporé dans le sol. En raison de la concentration élevée des racines de maïs près de la surface du sol et du maintient de l'humidité près de cette surface grâce au mulch, on peut s'attendre à ce que l'efficacité d'utilisation des engrais épandus à la volée à la surface du sol – c'est-à-dire le rendement par unité d'engrais appliqué – soit dans ce cas plus élevée qu'avec un travail du sol conventionnel.

Chaulage

Le chaulage corrige l'acidité des sols et assure l'utilisation efficace des engrais. L'absence de chaulage peut entraîner une augmentation de l'acidité des sols entraînant, à long terme, une diminution de sa capacité productive. La meilleure solution, qui n'est pas toujours possible, est de combiner l'utilisation de variétés tolérantes aux sols acides, l'apport de P et le chaulage (photo 60).

Le chaulage entraîne une réduction de la solubilité de l'aluminium (Al) et du manganèse (Mn), particulièrement dans les sols acides ayant un pH inférieur à 5,5. Lorsque l'on suspecte une toxicité du manganèse, le pH doit être ramené à 6,0.

Sanchez (1976) indique que pour assurer un bon chaulage, il est nécessaire de prendre en considération les facteurs suivants:

- la qualité de la chaux utilisée;
- la quantité de chaux à appliquer pour réduire la saturation en aluminium à un niveau compatible avec une croissance normale du maïs; et
- la méthode et le moment d'apport de la chaux.

La qualité de la chaux est très variable. Aussi, plutôt que de faire des recommandations à l'hectare est-il préférable de faire un calcul basé sur la quantité de chaux qui agira

TABLEAU 27
Valeurs de neutralisation relative des matériaux communément utilisés (exprimés en équivalent carbonate de calcium)

Matériaux	Composition	Valeur de neutralisation
Chaux vive en roches	$CaCO_3$	100
Chaux vive dolomitique	$CaMg(CO_3)_2$	109
Chaux éteinte	CaO	150-175
Chaux hydratée	$Ca(OH)_2$	120-135
Coquillages marins	CaO	90-100
Marnes ($CaCO_3$ mélangée avec des argiles et autres impuretés)	$CaCO_3$	70-90

effectivement sur l'acidité du sol (Bair et Murdock, 1987). Ces auteurs indiquèrent que les facteurs suivants déterminent la qualité de la chaux: sa pureté, la taille de ses particules et son contenu en calcium (Ca) et magnésium (Mg).

La pureté est mesurée en équivalent carbonate de calcium de la chaux (c'est-à-dire en pourcentage de calcium et magnésium purs présents). Elle est exprimée en valeur relative neutralisante (c'est-à-dire la capacité de neutraliser l'acidité du sol comparée à du carbonate de calcium pur). Les valeurs de neutralisation de quelques chaux agricoles comparées à de la chaux vive de roches prise comme base 100, sont indiquées au tableau 27.

La taille des particules détermine la surface totale de réaction d'une quantité donnée de chaux. Plus la taille est petite, plus rapide sera la dissolution dans la solution du sol. Par exemple, si un cube de chaux de un pouce de coté, qui a une surface totale de 6 pouces carrés, est moulu suffisamment fin pour passer au travers d'une maille de 100, sa surface sera alors de 60 000 pouces carrés (une maille de 100 est une grille qui possède 100 mailles par pouce de telle façon que chaque trou mesure 1/100 x 1/100 de pouce ou 0,0001 pouce carré).

Le contenu en calcium et magnésium est lié au facteur de finesse. $CaCO_3$ se dissout plus vite que $CaMg(CO_3)_2$. Lorsque la taille des particules est égale à la maille de 60 ou plus fine, les deux sources sont également efficaces, mais lorsque leur taille est supérieure à la maille de 60, l'efficacité de la chaux dolomitique ne sera que la moitié de celle de la chaux calcique de surface réactive équivalente (Baired et Murdock, 1987).

La quantité de chaux à appliquer dépend de la culture. Le maïs est sensible à des niveaux de 40 à 60 pour cent de saturation d'aluminium, tandis que d'autres cultures, comme le coton et le sorgho, sont sensibles à des niveaux beaucoup plus bas (10 à 20 pour cent). Dans le cas du maïs, l'objectif est de réduire la saturation d'aluminium à un niveau de 20 pour cent ou même plus bas si possible (Sanchez, 1976).

Dans les régions et les pays qui ont fait l'objet d'analyses et de classifications détaillées des sols, il existe des recommandations générales de chaulage que les agriculteurs doivent suivre en ce qui concerne la fréquence et la quantité de chaux à appliquer. Dans ces régions, une analyse du pH et la connaissance du type de sol seront suffisantes pour déterminer les besoins en chaux. Ceci n'est toutefois pas le cas dans la plupart des pays en développement où ces informations n'existent pas et doivent être déterminées. Un surchaulage est coûteux et une mauvaise correction du pH entraînera un rendement faible.

TABLEAU 28

Principales sources d'éléments secondaires et d'oligo-éléments

Eléments	Sources
Bore	Borax ($Na2B_4O_7$•$10H_2O$); acide borique (H_3BO_3)
Cuivre	Chélate de cuivre (CuEDTA); sulfate de cuivre ($CuSO_4$•$5H_2O$)
Fer	Sulfate de fer ($FeSO_4$•$7H_2O$); chélate de fer (FeEDTA)
Magnésium	Carbonate de magnésium (dolomite); chélate de magnésium (MgEDTA)
Manganèse	Sulfate de magnésium ($MnSO_4$•$4H_2O$); oxyde de manganèse (MnO); chélate de manganèse (MnEDTA)
Molybdène	Molybdate de soude (Na_2Mo_4•$2H_2O$); peroxyde de molybdène (MoO_3)
Soufre	Sels de sulfates de Ca, Mg, NH_4 ou K; S élémentaire
Zinc	Oxyde de zinc (ZnO); sulfate de zinc ($ZnSO_4$•$7H_2O$); chélate de zinc (ZnEDTA et ZnHDTA)

Oligo-éléments

Il existe un grand nombre d'autres éléments utilisés pour corriger des déficiences en micro éléments. Le tableau 28 en présente quelques-uns.

Les déficiences en oligo-éléments les plus courantes chez le maïs sont celles en magnésium (Mg) et zinc (Zn). Le tableau 29 montre les conditions favorisant les déficiences en ces éléments ainsi que les symptômes qu'elles entraînent.

On estime la concentration de ces éléments dans la plante de maïs à 0,2 pour cent pour le magnésium et à 20 ppm pour le zinc. Pour un rendement en grain de 4 tonnes/ha, la culture prélève 20 kg/ha de Mg et 200 g/ha de Zn.

Matières organiques

Les matières organiques d'origines végétales et animales sont des composantes importantes de la durabilité des systèmes de production de maïs. Dans le cas du fumier, l'association entre la production de la culture et de l'animal, principalement les bovins, les porcs et la volaille, conduit à un système durable où les éléments nutritifs sont recyclés. L'engrais vert provenant des légumineuses améliore la structure du sol et peut apporter une partie importante de l'azote nécessaire aux cultures successives de maïs.

Fumier

L'apport de matière organique aux cultures dans le but de restaurer la fertilité des sols est la forme la plus ancienne de fertilisation; elle a été décrite pour la première fois dans l'Odyssée, poème épique d'Homère (approximativement neuf siècles avant J.C.). L'apport de fumier est aussi une pratique ancienne pour maintenir le niveau de production du riz en Asie tropicale.

Depuis des centaines d'années, les agriculteurs utilisent le fumier du bétail et des volailles pour restaurer la fertilité réduite par les cultures. En Asie, le fumier a été le moyen traditionnel pour augmenter le contenu organique et améliorer les propriétés physiques des sols, plus particulièrement la porosité, entraînant une réduction apparente de la densité et une augmentation de la quantité d'éléments nutritifs disponibles. Les premiers natifs de l'Amérique connaissaient l'intérêt de la matière organique et utilisaient les poissons pêchés dans les rivières pour fertiliser le maïs.

L'apport de matière organique est essentiel dans les systèmes agricoles dépourvus d'engrais chimiques. Celle-ci présente l'avantage d'être un sous-produit de l'élevage et ne nécessite généralement pas de dépenses en espèces. L'apport de matière organique est aussi important dans les sols à faible capacité

TABLEAU 29

Déficiences en magnésium et zinc, conditions les favorisant et symptômes

Eléments	Conditions	Symptômes
Magnésium	• pH bas • Contenu élevé en Ca • Sols sableux lessivés • Déséquilibre K:Mg et Ca:Mg (K et Mg élevés)	• Peu après la levée, les feuilles des plantules présentent des marbrures blanches • A l'approche de la maturité, les feuilles des plantes présentent des bandes longitudinales entre les nervures (généralement jaunes, parfois rougeâtres), le plus souvent sur le bord des feuilles. • Un symptôme extrême des rayures jaunes est l'effet de chapelet causé par la succession de taches de tissus mort entre les nervures de la feuille. Le tissu de la feuille meurt à son tour.
Zinc	• Sous-sol exposé(couche supérieure du sol érodée) • PH élevé • Teneur élevée du sol en P ou fertilisation élevée, spécialement quand appliqué en bandes • Sols froids et humides • Conditions nuageuses • Sols sableux acides très lessivés • Maïs cultivés en sols calcaires	• Chez les jeunes plantes,de larges zones blanches se développent sur les feuilles en direction du centre du verticille. Ces zones meurent généralement. • Des bandes jaunes, étroites ou larges, qui meurent, apparaissent à l'extrémité des feuilles. Le bord des feuilles devient rouge ou pourpre. Ou au contraire l'extrémité, le bord et la nervure centrales des feuilles restent vertes. Les nouvelles feuilles sont souvent presque blanches. • Les entre-nœuds sont raccourcis • La section des nœuds les plus bas est de coloration foncée (à vérifier en comparant avec des plantes saines car les nœuds de la base de quelques variétés peuvent être normalement sombres même en l'absence de carence en Zn).

Source: Adaptée du travail de Möhr & Roux, 1979.

d'échange de cations, où les charges négatives sont localisées dans les radicaux inorganiques, que dans les sols sableux présentant un défaut d'agrégation qui les rend sensibles à la compaction.

Une fois épandus, les engrais organiques sont décomposés par les micro-organismes en humus et en éléments nutritifs qui seront utilisés pour la croissance de la plante. L'humus est un facteur important de la biologie du sol. Du fait de sa nature colloïdale, sa capacité d'échange est supérieure à celle de l'argile. Il améliore aussi la structure des sols et, en plus d'être une source d'énergie pour les bactéries et autres organismes, il facilite l'aération du sol et la pénétration de l'eau.

La composition des fumiers varie en fonction de facteurs tels que le type, l'âge, la composition, la quantité et la digestibilité des fourrages, le type de stockage et de manipulation. Leur valeur comme engrais est ainsi variable comme le montre le tableau 30 adapté du *Western Fertlizer Handbook* (1973).

Selon les espèces, environ 70 à 80 pour cent de l'azote, 60 à 85 pour cent du phosphore et 80 à 90 pour cent de la potasse des aliments des animaux se retrouvent dans le fumier. Cette proportion importante de retour dans le fumier permet un recyclage des éléments de la plante à l'animal et de l'animal à la plante. Mais la quantité d'éléments nutritifs contenue dans le fumier et son éventuelle absorption par les plantes sont très variables (Klausner, Mathers

TABLEAU 30

Analyse moyenne des fumiers

Fumiers	Azote (% *N*)	Acide phosphorique (% P_2O_5)	Oxyde de potassium (% K_2O)	Matière organique (% *MO*)
Chèvre	2,77	1,78	2,88	60
Vache laitière	0,7	0,30	0,65	30
Bouvillon	2,0	0,54	1,92	60
Cheval	0,7	0,34	0,52	60
Porc	1,0	0,75	0,85	30
Mouton	2,0	1,0	2,50	60
Lapin	2,0	1,33	1,20	50
Volaille	1,6	1,25	0,9	50

Source: Adaptée du *Western Fertilizer Handbook*, 1973.

et Sutton, 1987). Ces auteurs montrèrent que le fumier contenait deux formes d'azote (l'azote organique instable provenant de l'urine et l'azote organique stable provenant des fèces), que les deux formes devaient être décomposées par des micro-organismes au cours d'un processus de minéralisation et que l'azote inorganique en résultant était disponible pour les plantes sous forme de nitrate (NO_3) et d'ammoniaque (NH_4).

Le fumier est une excellente source de P et K. Quand on l'utilise pour couvrir les besoins en azote de la plante, les éléments P et K sont très probablement en excès par rapport aux besoins de la plante. Quand on l'utilise pour couvrir les besoins en P, cet élément sera utilisé plus efficacement si le fumier est appliqué en bande près de la semence.

Un des principaux problèmes lié à l'utilisation du fumier en régions tropicales et subtropicales est sa rareté. Dans quelques régions où les petits agriculteurs n'ont pas accès aux combustibles fossiles et au bois, une partie du fumier est utilisée comme combustible par les ménages. Dans quelques pays africains où la maladie liée à la mouche tsé-tsé est une menace, le nombre de bovins est très restreint. Dans les régions de nomadisme de l'Afrique, où le pâturage des bovins est de type extensif, la collecte et l'utilisation de bouses sont difficiles. Même dans les régions où l'intégration de l'agriculture et de l'élevage est bien implantée, les pâturages libres sur les prairies et sur les résidus des cultures conduisent à des pertes importantes d'éléments nutritifs du fumier sous l'effet de la pluie et à une gestion efficace difficile. La stabulation permettrait une meilleure efficacité.

Blackie (1994) déclara que, à l'exception des meilleures écologies du Zimbabwe, du Kenya et, dans une moindre mesure, de la Zambie, peu de petits agriculteurs de l'Afrique subsaharienne utilisaient régulièrement des engrais. Bien que les agriculteurs utilisent souvent le fumier de bovins, le compost et les autres sources de matières organiques, ils ne fertilisent qu'une faible partie de leurs terres cultivées en raison des faibles quantités disponibles. Le manque de matières organiques est souvent aggravé par sa mauvaise qualité: les matières organiques produites à partir de sols pauvres en éléments nutritifs sont elles-mêmes pauvres en ces éléments. De plus, les mauvaises conditions de stockage entraînent des pertes supplémentaires d'éléments nutritifs par lessivage ou altération. Blackie conclut que la menace la plus importante sur la viabilité des systèmes à base de maïs était le déclin de la fertilité des sols associé à la diminution du niveau de matière organique et d'éléments nutritifs du sol alors que les pratiques traditionnelles devenaient impossibles avec l'augmentation de la pression démographique.

Il déclara aussi que la réintroduction rapide de matières organiques dans la petite agriculture était un besoin auquel on devait répondre par une combinaison de nouvelles techniques et de sagesse agricole traditionnelle.

L'efficacité de l'utilisation du fumier peut être améliorée par son incorporation immédiate qui réduit les pertes en ammoniaque, spécialement dans les régions à fortes pluviométries, et par sa répartition uniforme sur les champs qui assure des résultats réguliers.

Matière organique végétale

Pour la plupart des agriculteurs, la seule façon d'augmenter la matière organique dans leurs sols est d'augmenter la production totale de matière organique grâce à une bonne gestion de leurs cultures, puisqu'une meilleure culture veut dire plus de matière sèche produite par unité de surface par les parties de la plante au-dessus du sol et par les racines. Une production plus importante signifie aussi plus d'aliments pour les animaux et, par conséquent, plus de fumier qui retournera au sol avec les parties de la plante sous la surface du sol et l'incorporation des résidus; le tout sera transformé en humus utile (la fraction la plus importante de la matière organique des sols). En plus de contribuer à l'agrégation des particules du sol - ce qui améliore ses caractéristiques physiques en le rendant moins vulnérable à l'érosion et améliore la capacité de rétention de l'eau des sols sableux - la matière organique fournit la majorité de l'azote et environ la moitie du phosphore utilisés par les cultures non fertilisées. On estime qu'un pour cent de matière organique mesurée par l'analyse d'un sol fournit assez d'azote pour produire environ 800 kg de grains de maïs à l'hectare. Les effets bénéfiques présentés ci-dessus ne sont qu'une partie des raisons pour lesquelles il est important d'augmenter le taux de matière organique des sols, particulièrement dans les régions d'agriculture de subsistance, soit par apport de fumier, soit par incorporation d'engrais vert.

Le contenu en matière organique des sols tropicaux est généralement plus faible que celui des sols tempérés. Ce phénomène est lié aux fortes températures, aux rendements plus faibles associés à une plus mauvaise gestion des cultures et à un taux de décomposition plus élevé des résidus. Néanmoins, il existe quelques exceptions telles que les oxysols et les ultisols, qui ont des contenus élevés en carbone organique résistant à la minéralisation.

Le contenu en matière organique des sols peut être maintenu grâce à sa couverture à l'aide d'un mulch qui, en abaissant sa température, empêche les pertes. Malheureusement, la plupart des agriculteurs brûlent cette protection naturelle de valeur, plutôt que de la laisser à la surface du sol ou de l'incorporer durant les premières opérations de travail du sol. Une des principales raisons de cette pratique est d'accumuler assez de cendres dans le sol pour la culture, bien que la fertilité gagnée par le brûlis diminue avec le temps en raison de la décomposition de la matière organique, de l'absorption des éléments nutritifs par les plantes et de leur lessivage à une vitesse qui dépend des caractéristiques des sols et de la gestion des sols et des cultures (Villachica *et al.*, 1990). Ces auteurs indiquèrent que dans les ultisols sableux à Yarimaguas, au Pérou, ce processus dure de 14 à 24 mois avec une préparation mécanisée des terres, un système de culture continu et un enlèvement maximum des mauvaises herbes et résidus, mais que la durée augmente jusqu'à 35 mois en l'absence de travail du sol et avec des systèmes de culture à bas niveau d'intrants où les résidus ne sont pas enlevés.

L'incorporation de matériel végétal en présence de fortes humidités et de températures élevées entraîne la multiplication rapide de micro-organismes, qui auront besoin de C et de N pour croître en nombre. Lorsque les plantes incorporées ne sont pas des légumineuses, le rapport C:N est supérieur à 30:1 et une période de manque d'azote, avec des symptômes clairs de déficience sur la culture, se produit en raison de

l'immobilisation de l'azote. Le phénomène inverse - la mort des bactéries - libère de l'azote par un processus de décomposition, appelé minéralisation, qui correspond à la transformation de l'azote organique des protéines des bactéries en ions NH_4^+ et NO_3^- disponibles pour les plantes. Quand le rapport C:N se situe entre 20:1 et 30:1, les processus d'immobilisation et de mobilisation s'équilibrent. Lorsque le matériel incorporé présente un rapport C:N important, l'immobilisation de N peut être compensée en ajoutant approximativement 10 kg de N par tonne/ha de matière sèche incorporée au sol.

L'effet bénéfique d'une culture de légumineuse est bien connu pour la fixation d'azote qu'elle entraîne. Cette fixation varie dans de très larges limites (de pratiquement rien jusqu'à 200 kg de N/ha) en fonction des espèces, des conditions de culture; toutefois, les cultures suivantes ne peuvent absorber qu'une fraction de l'azote fixée. Il existe des effets supplémentaires, en particulier pour les espèces à fort développement végétatif, qui lorsqu'elles sont intercalées avec du maïs, non seulement aident à la protection du sol contre l'érosion dans les régions vallonnées, mais contribuent aussi au contrôle des mauvaises herbes par leur effet d'ombre. Dans les régions où la pluviométrie est bimodale, telles que certaines parties de l'Afrique de l'Est, une culture d'engrais vert peut être semée pendant les deux saisons; toutefois, les agriculteurs préfèrent semer la légumineuse comme engrais vert durant la petite saison des pluies suivie par le semis d'un maïs au début de la saison principale.

Les légumineuses engrais vert utilisées comme source d'azote pour la culture non-légumineuse qui suit peuvent avantageusement remplacer la fertilisation azotée (Melgar, 1989) car elles peuvent aussi ramener des éléments nutritifs présents dans le sous-sol, vers la surface. Contrairement aux engrais chimiques, l'apport des légumineuses engrais vert ne peut être fractionné pour éviter le lessivage de NO_3 (Cahn *et al.*, 1993). Dans une expérimentation conduite sur des oxisols de l'Amazonie au Brésil, ces auteurs montrèrent que chez les parcelles de maïs traitées avec de l'azote sous forme d'urée, un lessivage important accélérait la perte de Ca et de Mg, conduisant ainsi à une acidification de la couche du sol labourée. Le lessivage de NO_3 et l'acidification étaient réduites dans les parcelles recevant des engrais verts comme source de N, peut-être parce que moins d'azote inorganique était appliqué que dans les parcelles recevant l'urée et/ou parce que la culture de légumineuse recyclait les bases lessivées.

Malheureusement, l'utilisation des engrais verts dans l'agriculture de subsistance est loin d'être courante car elle ne représente pas une source immédiate et directe de revenu pour l'agriculteur, particulièrement dans les régions où la pression sur les terres est importante et la nécessité de produire assez de nourriture est majeure. Néanmoins, de nombreuses études ont été réalisées et une information abondante est disponible sur beaucoup d'espèces, particulièrement sur les légumineuses qui peuvent être utilisées à cette fin. Parmi celles-ci on peut citer: *Stizolobium deeringianum* et *S. aterrimum* (mucuna), *Pueraria phaseolides* (kudzu tropical ou puero), *Viscia sativa* (vesce commune), *Vigna unguiculata* (niébé), *V. mungo* et *V. radiata*, *Lathyrus sativus*, *Lupinus augustifolius* (lupin bleu), *Centrosema macrocarpum* et *C. pubescens*, *Stylosanthes guyanensis* (luzerne du Brésil), *Canavalia ensiformis*, *C. brasilensis* et *C. obtusifolia*, *Cajanus cajan* (pois d'Angola), *Dolichos lablab* (dolique), *Crotalaria spectabilis* (crotalaire) et *C. juncea*, *Sesbania* sp., *Phaseolus vulgaris* (haricot commun), *Glycine max* (soja) et *Gliricidia* sp. En Inde, quelques agriculteurs utilisent les feuilles de certains arbres comme engrais vert. Au Népal, de mauvaises herbes telles que *Artemisia vulgaris*, *Eupatorium adenophorum* et *Sesbania aculeata* sont utilisées de la même manière (FAO, 1978).

CONTRÔLE DES MAUVAISES HERBES

Les mauvaises herbes, les insectes et les maladies sont des facteurs importants pouvant entraîner la perte totale d'une production de maïs. Dans la majorité des cas, les pertes de rendements dues aux mauvaises herbes surpassent celles causées par les insectes et les maladies réunies. Néanmoins, l'estimation des dégâts dus aux mauvaises herbes est difficile parce que ses effets sont observés très tard dans la saison, lorsque les mauvaises herbes sont déjà entrées en concurrence pour la lumière - et surtout pour l'eau et les éléments nutritifs aux stades critiques de croissance de la culture-, réduisant ainsi le rendement d'une façon importante. Plusieurs études ont clairement démontré une corrélation négative entre le poids sec de mauvaises herbes et le rendement du maïs, avec une réduction réelle du rendement en grain pouvant aller jusqu'à 95 pour cent. Tadious et Bogale (1994) signalèrent chez le maïs des pertes de rendement dues aux mauvaises herbes de 20 à 100 pour cent aux Philippines, au Brésil, en Gambie, en Sierra Leone et au Nigeria, et de 30 à 56 pour cent en Ethiopie. Ils indiquèrent qu'en Afrique, les pertes de rendement dues aux mauvaises herbes seules sont au moins aussi importantes que celles dues aux insectes et aux maladies réunies. Ransom (1990) signala que bien que la terre soit citée comme une contrainte pour le petit agriculteur, le manque de main d'œuvre est souvent un facteur plus limitant encore. Il est en effet estimé que le désherbage à la main peut représenter 35 à 70 pour cent du travail total en Afrique et, à l'exception des régions où la traction animale est développée, la majorité des désherbages est réalisée manuellement.

En ce qui concerne la lumière, certaines mauvaises herbes poussent plus vite et plus haut que le maïs durant les premiers stades de développement de la culture (ceci est en particulier le cas pour *Sorghum halepense* et *Rottboellia cochinchinensis*), privant ainsi le maïs d'un éclairage adéquat pour la photosynthèse. Toutefois, un désherbage précoce redonne au maïs son avantage naturel qui est sa haute taille.

Dans beaucoup de régions tropicales et subtropicales productrices de maïs, l'eau est un facteur limitant sérieux et quelques jours de stress hydrique peuvent entraîner des pertes de rendements importantes. Une sécheresse précoce pendant les premiers stades de croissance peut tuer de jeunes plantes et réduire ainsi sévèrement le nombre de plantes à l'hectare. Les mauvaises herbes aggravent le stress hydrique qui pourrait se produire pendant les deux semaines avant et après la floraison, entraînant une réduction supplémentaire du rendement.

En ce qui concerne les éléments nutritifs, certaines mauvaises herbes absorbent, sur la base de matière sèche produite, jusqu'à deux fois plus d'azote et de phosphore et jusqu'à trois fois plus de potasse que le maïs. Les engrais stimulent la croissance des mauvaises herbes au point d'augmenter les pertes de la culture dues à la concurrence avec certaines d'entre elles, telles que *Sorghum halepense*, *Rootboellia cochinchinensis*, *Eleusine indica* et *Echinochloa colonna*. Ce fait montre bien que la possibilité de surmonter la compétition des mauvaises herbes par une augmentation de la fertilisation est discutable. L'azote est généralement le premier élément nutritif à manquer à cause de la compétition des mauvaises herbes; ce phénomène se reconnaît facilement par la couleur pâle que prennent les plantules de maïs lors de la présence de nombreuses mauvaises herbes. On observe généralement une interaction positive entre le désherbage et l'effet de l'azote, montrant ainsi que le contrôle des mauvaises herbes en temps voulu optimise l'utilisation de l'azote et des autres éléments nutritifs et économise les engrais.

Une compétition au niveau biochimique, connue sous le nom d'allélopathie, s'ajoute aux trois types de compétitions mentionnés ci-dessus. L'allélopathie est l'effet que certaines

TABLEAU 31
Quelques espèces produisant des effets allélopathiques sur le maïs

Abutilon teophrasti	*Agropyron rapens*	*Amaranthus* spp	*Ambrosia* spp.
Avena fatua	*Brassica* sp.	*Chenopodium album*	*Cynodon dactylon*
Cyperus esculentus	*Cyperus rotundus*	*Digitaria sanguinalis*	*Echinochloa crusgalli*
Helianthus annus	*Imperata cylindrica*	*Poa* sp.	*Portulaca oleracea*
Rottboelia exaltata	*Setaria faberi*	*Sorghum halepense*	

Source: basée sur les travaux de Duke, 1985, et de Rice, 1984, cités par Lafitte, 1994

mauvaises herbes exercent sur le maïs en libérant des substances inhibitrices de croissance dans le sol qui peuvent entraîner la perte totale de la production.

Ces substances peuvent être disséminées par sécrétions et percolations à partir des racines et des feuilles vivantes et par percolations à partir de végétaux morts en cours de pourrissement (Anderson, 1977). Leurs interactions peuvent avoir, entre autres effets, l'inhibition de la germination de la semence de la culture, l'arrêt ou la réduction de l'élongation des racines et la désorganisation de leurs cellules. Le tableau 31 donne la liste de quelques-unes des espèces qui sont connues pour avoir des effets allélopathiques.

Cependant, parfois, des espèces qui sont généralement considérées comme de mauvaises herbes peuvent présenter des aspects bénéfiques tels que le contrôle de l'érosion due au vent ou à l'eau, spécialement sur les pentes des coteaux.. Une bonne gestion des mauvaises herbes peut être aussi importante qu'un mulch dans les systèmes de travail du sol de conservation.

Dans le cadre de la prise en compte croissante des problèmes liés à l'environnement qui ont conduit au développement de systèmes de gestion intégrée des mauvaises herbes pour minimiser l'impact des productions des cultures sur l'environnement, on a mené de nombreuses études pour déterminer l'interaction mauvaises herbes-maïs, plus précisément la capacité relative de compétition de la culture durant les différents stades de croissance des mauvaises herbes. Les systèmes de gestion intégrée des mauvaises herbes doivent tenir compte de tous les aspects relatifs au système de culture, y compris les effets du travail du sol, de la rotation des cultures et du contrôle des mauvaises herbes.

Dans un mélange de plantes cultivées et de mauvaises herbes, il existe une concurrence entre les plantes pour les radiations solaires incidentes, les éléments nutritifs du sol et l'humidité. La gestion intégrée des mauvaises herbes utilise les facteurs du système de culture de telle façon que les relations de concurrence favorisent la croissance de la culture au détriment de la croissance des mauvaises herbes. Les faibles densités de maïs permettent une croissance luxuriante des mauvaises herbes. Tollenaar *et al.* (1994b) quantifièrent les effets de la densité du maïs sur les mauvaises herbes pendant le cycle de la culture; ils conclurent que: (i) l'action des mauvaises herbes sur la croissance du maïs est relativement faible si celles-ci sont enlevées jusqu'au stade trois/quatre feuilles du maïs; et (ii) l'effet des mauvaises herbes décroît avec l'augmentation de la densité du maïs, ainsi en augmentant la densité de quatre à dix plantes par m^2, on diminuait la biomasse des mauvaises herbes jusqu'à 50 pour cent. Dans une autre étude, Tollenaar *et al.* (1994a) examinèrent l'interaction des mauvaises herbes et de l'azote du sol pour différents hybrides et trouvèrent qu'elle était plus importante avec des niveaux faibles de N (100 à 120 kg/N/ha) qu'avec des niveaux élevés (200 à 250 kg/N/ha). Par contraste, le rendement moyen en grains de

quatre hybrides sur une durée de trois ans avec un niveau élevé de N et en l'absence de mauvaises herbes était de 65 pour cent supérieur à celui de ces mêmes hybrides avec un faible niveau de N et un enherbement important (la période sans mauvaises herbes s'étalait du semis au stade trois/quatre feuilles). Ceci démontre: (i) l'importance des niveaux élevés de N dans le sol pour contrecarrer l'action des mauvaises herbes sur le rendement; et (ii) l'importance d'un contrôle à temps des mauvaises herbes dans le maïs.

On peut contrôler les mauvaises herbes des cultures de maïs par:

- des méthodes culturales, telles que les rotations;
- des méthodes mécaniques, qui vont de l'arrachage à la main et du binage au travail à la machine;
- des méthodes chimiques, telles que les herbicides.

On utilise ces différentes méthodes de contrôle selon les circonstances rencontrées. Par exemple, en Asie, le manque de terre est une contrainte plus sévère à la production que le manque de main d'œuvre, tandis que dans beaucoup de régions d'Afrique la situation est inverse. Ces circonstances ont des conséquences sur le choix du type de technologie à développer. En Asie, l'herbe parasite appelée striga (famille des Scrofulariacées) peut être éliminée par arrachage manuel, tandis qu'en Afrique on doit chercher une solution chimique ou génétique en raison du manque de main d'œuvre disponible pour assurer cette tâche (Edmeades, 1996, communication personnelle). Pourtant, l'arrachage à la main du striga est efficace si l'on apprend aux agriculteurs à le réaliser au bon moment

Méthodes culturales

Les populations de mauvaises herbes sont particulièrement sensibles aux changements de cultures et d'herbicides d'une saison à l'autre (Francis et Clegg, 1990). On pratique la rotation des cultures dans le but d'éviter ou de réduire l'augmentation des populations de certaines espèces de mauvaises herbes, conséquence de la répétition d'une même culture et de même méthodes de contrôle de mauvaises herbes sur une même terre (par exemple, apport du même herbicide année après année sur une culture de maïs). Dans le cas du striga, qui attaque le maïs, d'autres céréales et certaines légumineuses telles que le niébé, en leur infligeant des pertes sévères, la rotation des cultures, chaque fois que cela est possible, a un bon potentiel de contrôle. Les rotations avec des cultures pièges (cultures qui stimulent la germination du striga mais ne sont pas parasitées) telles que le coton, le tournesol, l'arachide et quelques autres légumineuses, non seulement réduisent la réserve de semences de striga dans le sol, mais augmentent aussi le rendement en raison de l'effet bénéfique des rotations. Une interruption de la culture continue d'une céréale sensible, comme par exemple le sorgho, avec une culture piège, même pour une année, s'est révélée efficace pour limiter l'accumulation de semences de striga, sauf lorsque l'infestation est déjà importante (Ramaiah *et al.*, 1983). Odhiambo et Ransom (1994) testèrent d'autres méthodes intégrées de contrôle du striga comme la fertilité du sol, l'arrachage à la main, les cultures pièges et l'incorporation de paille; ils obtinrent des résultats prometteurs. La combinaison de l'arrachage à la main, de la culture multiple avec du niébé et de l'accroissement de la fertilité du sol, est la méthode la plus efficace et la plus facile à réaliser.

Méthodes mécaniques

Les méthodes mécaniques de contrôle des mauvaises herbes sont les suivantes:

- L'arrachage à la main n'est pas très efficace pour le contrôle des mauvaises herbes pérennes bien établies parce que les parties végétatives souterraines restent intactes.
- Le binage (et/ou le fauchage à la machette) est de loin la méthode la plus utilisée par les agriculteurs de subsistance. Bien qu'il

TABLEAU 32

Herbicides recommandés pour le contrôle des mauvaises herbes dans le maïs[a]

Utilisation	Herbicides: matière active (m.a.) et mauvaises herbes contrôlées[b]
Pré-levée	
Une seule m.a	Acetochlor (DC), atrazine (S), cyanazine (S), linuron (S), metolachlor (S), pendimethalin (S), simazine (S), 2,4-D (DC)
Mélanges	Atrazine + metolachlor, atrazine + simazine, cyanazine + metolachlor, cyanazine +simazine.
Post-levée	
Une seule m.a.	Atrazine (S), bentazone (S), cianazine (S), 2,4-D amine (S).
Mélanges	Atrazine + metolachlor, atrazine + simazine, cyanazine + simazine
Post-levée, pulvérisation directe	
Une seule m.a	Ametryn (S), 2,4-D amine (DC), diquat (C).
Non travail du sol	
Pré-semis	Diquat (C), glyphosate (NS), 2,4-D (DC), pendimethalin (S), atrazine (S), simazine (S).
Pré-levée	Diquat (C), glyphosate (NS), 2,4-D (DC), pendimethalin (S), atrazine (S), simazine (S).
Post-levée	Atrazine (S), bentazone (S), cyanazine (S), 2,4-D amine (S), atrazine + metolachlor, atrazine + simazine, cyanazine + simazine
Post-levée, pulvérisation directe	Ametryn (S), 2,4-D amina (DC), diquat (C).

[a] Considérant qu'il y a des centaines de produits chimiques commercialisés sous des milliers de noms commerciaux différents (plus de 400 noms commerciaux pour le 2,4-D et des dizaines pour l'atrazine et ses composés dérivés), nous avons identifié ici les herbicides par leur matières actives (m.a.), car beaucoup de noms commerciaux changent d'un pays à l'autre

[b] DC=dicotylédone, GR=graminée, S=sélectif pour le maïs, NS=non sélectif, C=contact

permette un bon contrôle des mauvaises herbes, il est si est lent (15 hommes/jour/ha, la pluie peut encore rallonger ce travail) que le désherbage manuel d'un champ de 1 ha ou plus de maïs ne peut être fait à temps, ce qui entraîne des baisses de rendement, à moins d'avoir plusieurs personnes pour effectuer ce travail à temps plein (Violic *et al.*, 1991).

Le mulching est une méthode de contrôle des mauvaises herbes efficace et durable. Dans ce cas, les chaumes de la culture précédente et les mauvaises herbes – qui peuvent être traitées bien à l'avance avec un herbicide de contact (diquat) ou un herbicide non-sélectif (glyphosate) et fauchées à la machette – couvrent le sol pour empêcher la photosynthèse et donc, la croissance des mauvaises herbes en cours de germination. D'autres matériaux, tels que le fumier ou l'engrais vert, la sciure ou la paille, peuvent être utilisés dans le même but. Un problème se pose lorsque les agriculteurs doivent utiliser les herbes et les chaumes pour alimenter leurs bovins. Soza *et al.* (1995) trouvèrent qu'au Ghana, l'utilisation d'une plante de couverture telle que *Mucuna* sp. était efficace pour contrôler les mauvaises herbes. Leurs résultats d'essais aux champs montrèrent que non seulement *Mucuna* contrôlait les mauvaises herbes (particulièrement *Imperata cylindrica*), mais produisait aussi une grande quantité de much et apportait ainsi l'équivalent de quelques 100 kg/ha d'azote pour la culture de maïs suivante semée selon le système de non travail du sol.

- Le brûlage des chaumes est une méthode de

contrôle des mauvaises herbes qui peut être utile dans certains cas, comme par exemple pour contrôler le striga en l'empêchant de croître et de disséminer ses semences.

- Le travail à la machine consiste à utiliser un cultivateur tiré par un tracteur ou par un animal. Le principal avantage est que l'on peut réaliser ce travail très rapidement suivant le type d'équipement et la puissance de traction utilisés. Le principal inconvénient, en dehors du coût élevé de l'opération, est que si le semis n'a pas été fait avec précision (distance constante entre les rangs) le cultivateur ne peut pas contrôler efficacement les mauvaises herbes à la base des plantes.

Pour toutes les méthodes de contrôle mécaniques des mauvaises herbes, la surface du sol doit être suffisamment sèche, sans quoi beaucoup des plantes arrachées s'enracineront à nouveau au contact du sol humide.

Méthodes chimiques

Dans les systèmes de production durables il est assez facile de renforcer le contrôle des mauvaises herbes en alternant les herbicides, même dans le cas de culture continue de maïs. Il existe un grand nombre d'herbicides qui sont vendus sous différents noms commerciaux sur le marché. Quand on les utilise en pré-levée et post-levée, en suivant les recommandations soit en travail conventionnel du sol, soit sans travail du sol, ces herbicides peuvent être un excellent moyen de contrôle des mauvaises herbes du maïs. L'utilisation correcte des herbicides réduit considérablement, dans la plupart des cas, le temps nécessaire et le coût du désherbage. Le tableau 32 indique les époques d'apport, le type de mauvaises herbes contrôlées et les matières actives des principaux herbicides.

Tasistro (1991) indiqua les doses des herbicides à utiliser seuls ou en mélanges, en situation de non travail du sol (tableau 33). Il montra que l'herbicide idéal devait assurer un contrôle durant la période nécessaire et disparaître ensuite sans laisser de traces. Comme un tel herbicide n'est pas encore disponible, le choix sera un compromis entre une rémanence insuffisante et excessive. La durée insuffisante des effets d'un herbicide peut entraîner des problèmes de mauvaises herbes à la fin du cycle de la culture. Beaucoup de mauvaises herbes difficiles à contrôler ont des germinations échelonnées durant le cycle de la culture, nécessitant ainsi des herbicides rémanents ou de multiples applications. De nombreux facteurs, en particulier l'humidité et la température, interfèrent avec la vitesse de disparition d'un produit chimique du sol. L'eau est nécessaire pour les processus de dégradation biologique et non-biologique des herbicides. On a montré que la dégradation de certains produits chimiques était accélérée en anaérobie, dans les sols inondés.

Les températures élevées accélèrent les réactions chimiques et biologiques. Les cultures à cycles courts et les applications tardives d'herbicides laissent moins de temps pour la décomposition des herbicides et le risque de présence de résidus lors de la culture suivante est alors plus important. Du fait d'une vitesse d'absorption et de dégradation plus faible dans les sols avec des pH élevés, les résidus de triazine y persistent généralement plus longtemps.

On estime que moins de 5 pour cent des herbicides appliqués sur le sol sont responsables de l'effet de contrôle des mauvaises herbes observé, le reste étant détruit ou bloqué par une série de processus de différentes natures: (i) nature chimique (adsorption, réaction chimique avec les composantes du sol et photo-décomposition); (ii) nature physique (érosion, lessivage et volatilisation); et (iii) nature microbiologique (décomposition).

Les herbicides, tels que le chlorbromuron, le linuron, le metolachlor, le pendimethalin et le methalachlor + chlorbromuron, peuvent être

TABLEAU 33
Herbicides et doses d'utilisation selon le système de non travail du sol pour le contrôle des mauvaises herbes

Herbicides simples		Mélanges tous préparés	
Matière active	(*kg m.a./ha*)	Matière active	(*kg m.a./ha*)
2,4-D amina	0,7-1,2	2,4-D amina + Glyphosate	(0,7-1,2)+(0,36-0,63)
2,4-D ester	0,4-0,8	2,4-D ester + Glyphosate	(0,4-0,8)+(0,36-0,63)
Glyphosate	0,54-0,9	Dicamba + Glyphosate	(0,24-0,36)+(0,36-0,54)
Diquat	0,2-0,4	2,4-D amina + Dicamba	(0,7-1,2)+(0,24-0,36)
Dicamba	0,24-0,36	-	-

utilisés en pré-levée dans les cultures multiples de maïs et de haricots. Le bentazon peut être utilisé en post-levée (Ramson, 1990). Mmbaga (1994) rapporta en Tanzanie des résultats sur deux saisons pour le contrôle des mauvaises herbes de cultures multiples de maïs et de haricots. Il trouva que le mélange metolachlor + metabromuron + pendimethalin, chacun d'entre eux à la moitié de la dose recommandée, appliqué en pré-levée, donnait le meilleur contrôle des mauvaises herbes, au meilleur coût.

Les matériels de traitement pour le contrôle chimique des mauvaises herbes, tels que les pulvérisateurs à dos à pression entretenue, les pulvérisateurs à pression préalable, les atomiseurs à moteur portés sur le dos, les pulvérisateurs à disque rotatif ou centrifuge et les balais pour traitement par humectation ou balai chimique (qui frottent des herbicides systémiques sur les feuilles des mauvaises herbes), sont décrits avec beaucoup de détails dans un bulletin FAO (1994).

Mauvaises herbes parasites

Le striga (*Striga hermontica*, *S. asiatica* et *S. aspera*) est un parasite du maïs redoutable, surtout en Afrique. On peut le contrôler par: (i) des rotations de culture judicieuses; (ii) l'utilisation de variétés tolérantes; (iii) l'utilisation d'engrais minéraux et organiques; (iv) le traitement à l'aide de 2,4-D sur les plantes; et (v) l'arrachage des racines. Le but étant d'épuiser les réserves de semences du sol pour empêcher la formation de nouvelles populations.

CONTRÔLE DES INSECTES ET DES MALADIES

Suivant les environnements, le maïs est attaqué et affecté par des insectes et des maladies qui réduisent d'une façon significative à la fois la qualité et la quantité de sa production. Dans le contexte d'une production de culture durable, la gestion des maladies et insectes peut être rendue plus efficace par les rotations d'espèces différentes, en particulier contre les insectes et pathogènes montrant une spécificité marquée. De plus, les rotations de produits chimiques réduisent la probabilité de développement de résistances des ravageurs.

On estime que 60 pour cent des 35 millions d'hectares de maïs semés dans les régions tropicales et subtropicales sont sérieusement affectés par des attaques d'insectes. En ce qui concerne les maladies, bien que le maïs soit cultivé toute l'année dans beaucoup de régions tropicales et subtropicales et qu'il y ait presque toujours des champs de maïs dispersés dans ces régions, souvent à des stades de développement différents, la fréquence et l'intensité des maladies ne sont pas aussi élevées que ce à quoi on pourrait s'attendre. Néanmoins, les champignons, les bactéries et les virus attaquant le maïs sont responsables de pertes de rendements estimées à 9 pour cent

(Cassini et Cotti, 1979). De plus, les pertes de grains en cours de stockage, dues aux insectes, aux rongeurs et aux micro-organismes, sont estimées à 30 pour cent; elles commencent aux champs où la détérioration des grains commence immédiatement après la récolte. Le contrôle des ravageurs est discuté dans le chapitre «Gestion intégré des ravageurs».

GESTION DE L'EAU

Pour une bonne croissance, le maïs a besoin de 550 à 650 mm de pluie, ce qui permet de réduire la concurrence des mauvaises herbes pour l'eau au cours de son cycle végétatif. Toutefois, si la teneur en eau du sol est égale à sa «capacité au champ», 350 à 400 mm de pluie bien distribuée tout au long du cycle suffisent à produire une bonne culture. Pour une croissance optimum, l'humidité du sol doit être à environ 50 à 60 pour cent de la capacité au champ. Les bons sols, profonds, permettant aux racines de croître à une profondeur de 1,5 m peuvent avoir une capacité de rétention de 1 cm d'eau pour 6 cm de sol, c'est-à-dire environ 250 mm d'eau. Le coefficient de transpiration est de 280 à 350 mm, c'est-à-dire que pour la synthèse de 1 g de matière sèche, le maïs transpire 280 à 350 g d'eau ou 250 à 350 litres d'eau par kg de grains produits. Le rapport de l'évapotranspiration d'un champ de maïs à l'évaporation sur une surface nue est d'environ 0,35 au stade plantule et augmente jusqu'à 0,80 à la sortie des soies pour décliner à nouveau. Aux stades précoces de croissance de la plante, la majorité des pertes en eau est due à l'évaporation du sol nu, puisque seulement 2,0 à 2,5 mm d'eau par jour sont nécessaires à la croissance jusqu'à ce que la culture atteigne le stade cinq/six feuilles. Les besoins augmentent jusqu'à environ 7 à 8 mm entre les deux semaines précédant et les deux semaines suivant la sortie des soies, ces besoins pouvant augmenter considérablement dans les régions de fortes températures et d'humidité relativement basse. Les besoins en eau varient aussi avec la densité des plantes: les faibles densités nécessitent moins d'eau que les fortes densités. Toutefois, cette relation n'est pas linéaire car il existe un point à partir duquel l'augmentation de la densité entraînera une augmentation des besoins en eau plus faible, car les besoins en eau dus à l'évapotranspiration n'augmentent plus.

En Inde, on a observé que les pertes de rendement dues aux stress hydriques entre la sortie de la panicule et le stade pâteux étaient supérieures à 30 pour cent. Durant les stades de forte croissance, une seule plante de maïs peut transpirer 2 à 4 litres d'eau par période de 24 heures, correspondant à 100 à 200 tonnes/ha d'eau par jour pour une population de 50 000 plantes /ha. Mais en considérant l'évapotranspiration et les autres pertes dues à la photosynthèse et le fait que pour chaque kg de grain produit, il y a une production correspondante d'environ 1,2 kg de tiges et feuilles sèches, les besoins totaux en eau pour produire 1 kg de grains de maïs montent à 600 litres.

Les principales sources en eau pour une culture de maïs peuvent venir de l'humidité stockée dans le sol, de la pluviométrie pendant la saison culturale, de l'irrigation et dans une moindre mesure, de la rosée qui se condense sur les feuilles et est acheminée par les feuilles et les tiges jusqu'à la base de la plante. Bien que la pluviométrie et sa distribution pendant l'année soient bonnes dans bon nombre de régions tropicales et permettent plus d'une culture de maïs par an, la situation est différente dans d'autres régions, particulièrement dans celles où, malgré une pluviométrie annuelle importante, de fréquentes périodes de sécheresse entraînent une insécurité supplémentaire de la culture.

La grande majorité des cultures des régions tropicales sont des cultures pluviales, aussi est-il impératif de capturer et de stocker les plus grandes quantités d'eau possible dans les profils des sols. L'irrigation, alternative coûteuse, devrait être très importante en régions tropicales. Si l'eau est assurée, les agriculteurs peuvent utiliser de plus grandes

quantités d'intrants avec des risques réduits, en particulier les engrais, qui sont très efficaces lorsque l'humidité n'est pas un facteur limitant. La disponibilité en eau tout au long du cycle végétatif permet une meilleure exploitation des sols présentant une grande fertilité naturelle.

On a proposé beaucoup de solutions technologiques au problème de la sécheresse, depuis les solutions génétiques jusqu'aux techniques permettant d'améliorer l'efficacité de l'utilisation de l'eau. En plus de l'utilisation de variétés de maïs tolérantes à la sécheresse, une solution évidente pour les régions de l'Afrique sujettes à la sécheresse est la promotion de cultures plus tolérantes à la sécheresse, telles que le sorgho et le petit mil, connues pour être physiologiquement bien adaptées aux environnements secs. Ces deux cultures présentent toutefois de sérieux défauts en ce qui concerne la production et l'adoption: la production de maïs nécessite moins de main d'œuvre, elle est plus facile à mener, elle est moins sensible aux ravageurs et les agriculteurs préfèrent son goût. Les recommandations pour une meilleure gestion de la culture du maïs pluvial dans les régions semi-arides doivent inclure les pratiques suivantes: (i) l'ajustement de la densité; (ii) le changement de type de travail du sol (travail minimum, labour après récolte, labour profond occasionnel, sous-solage); (iii) l'utilisation de fumier et d'engrais minéraux; (iv) le billonnage, pour réduire le ruissellement; (v) le semis dès les premières pluies utiles ou parfois même le semis en sec; et (vi) le contrôle précoce des mauvaises herbes (Waddington *et al.*, 1994). En ce qui concerne la solution génétique, de nouvelles variétés tolérantes à la sécheresse, provenant de sources diverses, seront disponibles très prochainement. A cet égard, le CIMMYT associé aux programmes nationaux, a réalisé des progrès continus. L'utilisation de variétés précoces a permis d'échapper à la sécheresse au Kenya (Ngure, 1994) et dans les basses terres du centre du Mozambique (Sperling *et al.*, 1994). En Inde, l'utilisation de mélanges de quantités égales de variétés appartenant à des groupes de maturité différents s'est montrée prometteuse pour utiliser les précipitations d'une façon optimale (Sing, 1987).

Dans les régions où l'eau est abondante, les systèmes d'irrigation les plus courants sont: l'irrigation à la planche, les sillons, les sillons en courbe de niveau, les terrasses et les asperseurs. On doit considérer plusieurs facteurs importants lors du choix d'un système, tels que la pente, la texture du sol et sa profondeur, la topographie et le coût. Les principales caractéristiques des différents systèmes sont décrites ci-dessous:

- Les planches sont des bandes de terre entourées de bordures (diguettes) qui courent dans le sens de la pente. Les diguettes guident l'eau dans le champ à partir du fossé. L'irrigation à partir de sillons droits est recommandée lorsque la pente du champ est inférieure à 3 pour cent (dénivelé inférieur à 3 m pour 100 m).
- On utilise les sillons en courbe de niveau sur les fortes pentes. La pente des sillons est inférieure à 3 pour cent.
- Les terrasses sont des plans nivelés sur lesquels on peut irriguer le maïs en planche ou à l'aide de sillons. Elles peuvent être construites sur n'importe quel type de sol qui ne se fissure pas trop et sur des pentes qui peuvent être supérieures à 30 pour cent.
- Les asperseurs, qui en raison de leur coût élevé sont principalement utilisés pour la production des semences, permettent l'irrigation de champs accidentés avec des pentes qui peuvent dépasser les 30 pour cent. Lorsque l'irrigation par aspersion est bien gérée, l'eau n'est pas gaspillée et n'entraîne pas d'érosion (Salazar, 1983). Cet équipement étant cher, son coût et les bénéfices que l'on en attend doivent être soigneusement évalués avant de choisir ce système. Il est important d'ajuster le niveau d'intrant, en particulier les engrais et les méthodes de contrôle des mauvaises herbes, afin de bénéficier pleinement de la plus grande disponibilité en

eau pour la culture du maïs. En utilisant des accessoires spéciaux, l'irrigation par aspersion permet l'irrigation fertilisante, qui est l'apport d'engrais et de pesticides avec l'eau d'irrigation.

La fréquence des irrigations peut être déterminée en utilisant une méthode pratique qui consiste à prélever un petit échantillon du sol dans la zone des racines (30 à 40 cm de profondeur) à l'aide d'une tarière, puis à presser le sol prélevé dans les mains et à observer ensuite l'état de l'échantillon. Le champ a besoin d'être irrigué si:

- Dans le cas des sols à texture grossière ou des sols sableux, l'échantillon s'effrite lorsque l'on ouvre la main;
- Dans le cas des sols à texture moyenne, l'échantillon maintient sa forme lorsque l'on ouvre la main, mais s'émiette quand on le presse avec les doigts; et
- Dans le cas des sols à texture fine, l'échantillon reste en forme lorsque l'on ouvre la main et ne s'émiette pas lorsqu'on le presse avec les doigts mais qu'il est impossible de le rouler dans ses mains pour en faire des boudins (Salazar, 1983).

Une alternative est d'utiliser un tensiomètre qui mesure la tension avec laquelle l'eau est retenue dans le sol (de 0 et à – 0,8 atm). Le maïs a besoin d'être irrigué lorsque le tensiomètre atteint –0,7 atm.

Une irrigation profonde avant le semis assure une bonne germination et une bonne croissance durant les premiers stades phénologiques. On peut s'assurer que l'humidité a atteint la profondeur des racines à l'aide d'une petite barre de 5 mm de diamètre en acier qui s'enfoncera facilement dans le sol jusqu'à la profondeur atteinte par l'humidité quelques heures après l'irrigation. Il est conseillé d'épandre à la volée les engrais et de les enfouir, dès que l'humidité permet d'utiliser les équipements.

Dans les régions sèches, il est possible d'exploiter les eaux de pluies en les stockant à l'aide de retenues. Piper (1986) proposa des schémas de collecte d'eau dans le cadre de petits projets nécessitant peu d'investissement, ils font normalement appel à de petits murs de retenue ou des billons le long des contours construits avec les matériaux disponibles localement. Brown et Thomas (1990) présentèrent d'autres méthodes utilisables à petite échelle pour apporter de l'eau aux cultures telles que la production en terrasse sur les pentes des collines, le contrôle du suintement et la réduction de l'évaporation de la surface du sol en utilisant un mulch constitué de graviers ou de cailloux. Ils indiquèrent que l'utilisation de l'eau du sol peut être bénéfique, particulièrement à petite échelle, aussi longtemps que les sols sont rechargés avec de l'eau douce pour éviter l'accroissement de leur salinité. Pour que ce système soit durable il faut être capable de contrôler les quantités d'eau prélevées afin que la nappe phréatique ne descende pas au-dessous d'un niveau non récupérable.

Excès d'humidité

Le maïs est très sensible aux excès d'humidité du sol, aussi est-il très important que les champs où il est cultivé soient bien drainés. Si la nappe phréatique est élevée, le développement de la plante sera très gêné et la culture souffrira en raison de l'incapacité du système racinaire à absorber des quantités adéquates d'humidité.

Le maïs est particulièrement sensible à l'excès d'humidité au stade plantule lorsque le méristème est sous le niveau du sol. L'excès d'humidité entraînera alors une réduction du nombre de plantes et un retard de croissance qui entraîneront une réduction du rendement. Lorsque le maïs atteint la hauteur des genoux, un excès d'humidité pendant trois à six jours peut entraîner jusqu'à 30 à 50 pour cent de réduction de rendement; toutefois cette réduction sera moins importante si l'excès d'humidité a lieu au moment de la floraison.

Dans de nombreux cas le drainage peut aider à réduire l'eau en excès. Dans les basses terres

tropicales plates de l'Asie, des pluies excessives entraînent souvent des inondations, comme au Bangladesh où elles affectent l'établissement et la croissance des jeunes plantules. Des essais conduits en Thaïlande, inondés pendant deux semaines, ont montré des différences significatives de comportement entre, d'une part, les hybrides Suwan 3601 et Suwan 3504 et, d'autre part, les variétés en pollinisation libre Suwan 1, 2, 3 et 5. Le rendement des hybrides dépassait de près de 100 pour cent celui des variétés, démontrant (verbe montrer peut-être trop utilisé) ainsi que les programmes de sélection pour la tolérance à l'inondation pouvaient résoudre une importante partie du problème lié à la culture du maïs dans les zones humides des tropiques (Abdul Aziz, 1995).

Contrôle du ruissellement et de l'érosion

Chaque goutte de pluie reçue par une terre agricole est un atout et doit être gérée comme telle. Lal (1986a) indiqua qu'il y avait trois principes de base pour l'utilisation efficace de l'eau: (i) que les pertes dues au ruissellement de surface soient minimisées, en augmentant l'absorption et le stockage de l'eau; (ii) qu'une fois l'eau absorbée par le sol, le sol et la culture soient gérés de telle façon que l'eau soit conservée dans la zone des racines et que son utilisation soit augmentée; et (iii) que tout surplus d'eau soit stocké afin d'être utilisé en complément d'irrigation ou pour d'autres usages.

Toutes les méthodes qui permettent le contrôle et la conservation des eaux de ruissellement sur une pente permettront aussi le contrôle de l'érosion et du sol. Une façon efficace de réduire la quantité et la vitesse du ruissellement est une méthode biologique qui consiste à maintenir la surface du sol continuellement couverte et protégée de l'impact des gouttes de pluies, soit par un mulch *in situ* fait à partir des résidus de la culture, soit par des matériaux rapportés (fumier de ferme ou résidus culturaux), soit même en laissant quelques mauvaises herbes dans le maïs, au-dessous du seuil critique de concurrence. Beaucoup d'espèces, telles que *Mucuna*, *Centrosema*, *Setaria*, et *Stylosanthes*, sont d'excellentes cultures de couverture; tout en produisant des quantités importantes de mulch, elles peuvent aussi être incorporées comme engrais verts. Il existe une autre méthode dite physique qui consiste à travailler le sol pour le modeler et à construire des bandes en courbe de niveau, des terrasses et des billons (Aina, 1993). Tandis que la méthode biologique nécessite une bonne gestion de la culture en ce qui concerne le travail du sol et sa fertilité, l'engrais vert, les cultures multiples et la conduite du mulch, et qu'elle peut être réalisée par presque tous les agriculteurs, la méthode physique allant du terrassement à la construction de diguettes et de billons requiert plus de technologie et de savoir faire et est généralement plus coûteuse.

Il est aussi possible de contrôler le ruissellement en utilisant des «conditionneurs» du sol qui sont des émulsions de polyméres poly-fonctions à base d'huile ou de caoutchouc, capables de développer des liaisons chimiques avec les minéraux argileux du sol. Ceci a pour effet de former des agrégats qui améliorent la taille et la stabilité des espaces poreux du sol et la vitesse d'infiltration (Aina, 1993).

Il existe plusieurs méthodes qui, en diminuant la vitesse de ruissellement, laissent plus de temps pour l'infiltration de l'eau dans le sol et réduisent ainsi l'érosion.

La culture en bande et en courbe de niveau et le billonnage sont des techniques efficaces pour la conservation de l'eau et des sols, particulièrement dans les régions où l'eau est rare.

La culture en bande consiste á semer des bandes alternées de maïs et de culture de couverture, perpendiculaires á la direction de ruissellement naturel. La culture en bande est efficace pour contrôler l'érosion sur des pentes

TABLAU 34
Pluviométrie par saison de culture à Domboshva au Zimbabwe

Système de travail du sol	Ruissellement de surface (*mm*) 1991-1992	1992-1993
Billons cloisonnés	0,1[a]	13,0[a]
Travail conventionnel	9,4[b]	105,0[b]

[a,b] Les moyennes à l'intérieur d'une même colonne suivies de lettres différentes sont significativement différentes à P<0,05

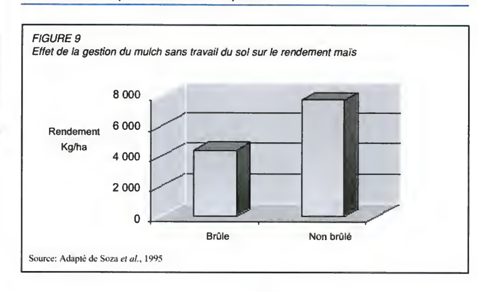
n'excédant pas 15 pour cent, en terrains bien drainés.

La culture en courbes de niveau consiste à semer les lignes de maïs en courbes de niveau perpendiculaires à la direction de ruissellement naturel. La pente des lignes de semis doit être inférieure à 3 pour cent. L'efficacité de ce système pour le contrôle du ruissellement et de l'érosion est fonction de la perméabilité du sol et de la vitesse d'infiltration de l'eau.

La culture avec billons est semblable à la culture en courbe de niveau, excepté que dans ce cas le maïs est semé soit au fond des sillons entre les billons, soit au sommet des billons ou même au milieu de la pente. Les billons améliorent l'infiltration de l'eau; ils agissent comme un système de drainage de surface et comme un système de contrôle de l'érosion. Jones, Nyamudeza et Nyati (1988) rapportèrent les résultats de quatre années d'essais dans le sud du Zimbabwe, où le semis du maïs dans le sillon entre des billons écartés de 1 à 2 m permit de conserver et de concentrer l'eau, et d'augmenter ainsi le rendement de 15 pour cent par rapport à un semis à plat. Ils montrèrent que le semis au sommet du billon pouvait entraîner une mauvaise levée et un mauvais établissement de la culture en raison des températures élevées et de la sécheresse du sol; les meilleurs résultats étaient obtenus pour un semis à mi-pente des billons. La germination et la croissance des maïs semés sur la pente du billon étaient meilleures que celles des maïs semés au fond du sillon. Edmeades (1990) trouva que le semis sur billons était bénéfique dans les sols de savane peu profonds du Ghana, mais que ce système de semis pouvait conduire à une réduction du rendement dans les sols plus profonds. Une modification intéressante de la culture avec billons est la technique des billons cloisonnés, qui est très efficace pour le captage de l'eau spécialement dans les régions semi-arides. Les billons cloisonnés ne sont pas recommandés dans les régions à forte pluviométrie car les petites cuvettes peuvent déborder et l'énergie cinétique de l'eau ainsi libérée peut emporter les digues en aval. Waddington *et al.* (1994) insistèrent sur la nécessité de développer des équipements tirés par des bœufs et des équipements manuels pour faire les billons et les cloisons. Kalemu, Temesgen et Tilahum (1992) décrivirent un équipement tiré par des bœufs capable de faire des billons et des cloisons, mis au point par le Centre éthiopien de recherche et d'amélioration du matériel agricole (EIRIC). Ce matériel permet de réaliser des billons cloisonnés quatre fois plus vite qu'à la main. Vogel, Nyagumbo et Olsen (1994) montrèrent que les billons cloisonnés étaient très efficaces pour le captage de l'eau en raison de leur capacité de rétention de l'eau de pluie et de contrôle du ruissellement comparés au travail conventionnel du sol (tableau 34). Pendant deux saisons au Zimbabwe, le ruissellement de surface s'est montré significativement plus important avec le travail conventionnel qu'avec les billons cloisonnés. Toutefois, les billons cloisonnés permettent rarement d'augmenter les rendements dans les sols sableux des régions semi-arides où cela serait le plus utile.

La combinaison d'un mulch fait avec des résidus de culture et de l'absence de travail du sol ou de travail réduit du sol, s'est montrée efficace pour conserver l'eau dans les régions

FIGURE 9
Effet de la gestion du mulch sans travail du sol sur le rendement maïs



Source: Adapté de Soza *et al.*, 1995

humides et sub-humides des tropiques (Lal, 1986b). Le même auteur signale que dans le domaine du captage de l'eau il existe, surtout pour les petits agriculteurs, des techniques plus appropriées pour les régions arides que pour les régions humides. Par exemple, on peut créer des micro-bassins versants pour le captage de l'eau de ruissellement de parties non cultivées de champs où le sol a été compacté pour favoriser le ruissellement. Dans ce cas, l'eau captée est utilisée par une culture adjacente.

A partir d'études menées dans trois pays d'Afrique de l'Ouest (Ghana, Côte d'Ivoire et Nigeria), Aina (1993) compara l'effet du mulch sur le ruissellement et l'érosion par rapport au sol nu. Pour les sols nus, 45,2 pour cent des précipitations étaient en moyenne perdues par ruissellement, contre seulement 1,2 pour cent pour les champs avec mulch. Les sols nus perdaient 245,5 tonnes/ha de sol contre 2,6 tonnes/ha pour les sol avec mulch. Soza *et al.* (1995) comparèrent aussi l'effet de mulch au Ghana, particulièrement dans les zones de forêts et de transition, où les agriculteurs pratiquaient un système traditionnel sans conservation ni travail du sol, associé à une culture itinérante. Ils fauchaient et brûlaient la végétation et mettaient en place la culture de maïs en faisant de petits trous où ils plaçaient les semences de maïs, sans bouger la surface du sol. Comme alternative au brûlis, ils proposèrent de hacher la végétation avec des machettes et d'utiliser les houes manuelles et les herbicides. Les auteurs trouvèrent que dans les parcelles où le mulch fauché était brûlé le rendement moyen du maïs était de 4 394 kg/ha, tandis que dans les parcelles où l'on ne brûlait pas le mulch le rendement du maïs était de 7 668 kg/ha (figure 9).

Une quantité importante d'eau, qui pourrait être utilisée plus efficacement par la culture, est gaspillée par évaporation; ceci est particulièrement vrai pour les régions où la température est élevée, les pluies fréquentes mais peu intenses et la protection du sol réduite. Le mulch diminue l'évaporation en protégeant le sol des radiations et en maintenant une humidité relative importante entre la surface du sol et le mulch (Hillel, 1982). Grâce au mulch, la quantité d'eau stockée dans le profil du sol est significativement plus importante. Celui-ci protège aussi les semences des températures excessives du sol qui peuvent gêner la germination.

TABLEAU 35

Guide des opérations de semis, fertilisation et contrôle des mauvaises herbes avec travail conventionnel du sol

Opérations	Agriculture commerciale	Agriculture de subsistance	
		Avec herbicides	Sans herbicides
Contrôle de la végétation existante et préparation du sol	Labourer de préférence avec une charrue à disques, un *chisel* ou une sous- soleuse (en cas de présence de semelle de labour) et deux hersages Procéder comme recommandé pour les agriculteurs de subsistance pour l'engrais vert, le fumier et le chaulage	Laisser la végétation en état Labourer ou préparer à la houe le lit de semences. Si une quantité importante de plantes non légumineuses est enfouie, épandre environ10 kg/ha d'azote par tonne de végétation incorporée dans le but de corriger le rapport C N important en raison de l'immobilisation temporaire de N Possibilité d'incorporer du fumier ou de la chaux dans les sols acides	
Semis	Placer les semences traitées (protection contre les insectes les maladies, les rongeurs et les oiseaux) à 5-10 cm de profondeur en sol humide		
	Semis avec un semoir mécanique avec ou sans distributeur d'engrais	Semis manuel avec un bâton ou une canne de semis, ou avec un semoir à un rang tiré par un animal.	
Fertilisation	En général en sols acides, appliquer des quantités réduites de phosphates solubles, tels que les phosphates naturels, qui sont aussi meilleur marché Les sols argileux, spécialement de type kaolinite, fixent plus de phosphore Les nitrates de Na, Ca et K ayant des ions basiques relèvent le pH Inversement, les nitrates d'ammoniaque, les sulfates et l'urée ont une réaction acide, modérée à forte et ont tendance à baisser le pH En général, appliquer environ 50 kg de N par tonne de maïs au-dessus du rendement normal obtenu sans azote et avec de bonnes pratiques culturales Pour P et K suivre les résultats des analyses de sol ou les recommandations générales pour la région (pour le phosphore, un de Bray I <7 en sols acides indique une réponse		
	En sols acides, placer le phosphore à 5 cm sur le coté et sous la semence		
Contrôle des mauvaises herbes	Au moins pendant les trois semaines qui suivent la levée, surtout dans les régions sèches, les champs de maïs devraient être exempts de mauvaises herbes Il serait même préférable que cet état se prolonge jusqu'à ce que le feuillage recouvre les interlignes (maïs à hauteur des genoux). Une attention particulière doit être portée au contrôle des mauvaises herbes allélopathiques		
	Application en pré-levée d'atrazine (ou de simazine dans les régions très pluvieuses) ou d'alachlor, de metolachlor ou de pendimethalin Il ne devrait normalement pas être nécessaire de passer le cultivateur		Binage et passages du cultivateur

GESTION AVEC DIFFÉRENTS TYPES DE TRAVAIL DU SOL ET DIFFÉRENTES SITUATIONS SOCIO-ÉCONOMIQUES

Les tableaux 35 et 36 présentent les pratiques générales de gestion des sols recommandées pour l'agriculture commerciale et l'agriculture de subsistance, avec travail du sol conventionnel et non travail du sol. Le moment des opérations, le dosage et les produits devront être déterminés à partir de recherches aux champs conduites localement, en tenant compte des analyses économiques des différentes alternatives.

PRODUCTION DU MAÏS EN CULTURE MULTIPLE

La culture multiple est un système où plus d'une culture sont cultivées dans la même parcelle de terrain sur une période dans le but d'obtenir une productivité plus importante. Elle implique aussi l'intensification du système de culture dans un espace donné.

On pense que les cultures impliquées dans ce système peuvent exploiter différemment les ressources et peuvent interagir positivement entre elles. Si une des cultures semées avec le maïs est une légumineuse, la céréale pourra bénéficier de l'azote fixé par la légumineuse.

TABLEAU 36

Guide des opérations de semis, fertilisation et contrôle des mauvaises herbes en condition de non travail du sol

	Agriculture commerciale	Agriculture de subsistance	
		Avec herbicides	Sans herbicides
Contrôle de la végétation existante et préparation du sol	Application de glyphosate dicotylédones et graminées), (2,4-D ou dicamba (seulement pour les dicotylédones) deux semaines (par temps frais) ou une semaine (par temps doux) avant de faucher, dans le but de permettre la translocation (glyphosate, 2,4-D et dicamba) ou dessiccation		Faucher toute végétation à la base avec une machette et l'étaler sur tout le champ comme mulch. La laisser sécher au soleil pendant quelques jours avant de semer pour en réduire le volume et faciliter les opérations de semis
Semis	Placer les semences traitées à 5-10 cm de profondeur (protégées contre les insectes, les maladies, les oiseaux et les rongeurs) dans un sol humide. Dans le cas de semis à la main, ouvrir légèrement le mulch au sommet du trou, juste assez pour faciliter la levée. En non travail du sol, le mulch prévient l'encroûtement, l'effet des fortes températures qui gênent la germination sous les tropiques, et les pertes d'humidité		
	Semer avec un semoir pour semis direct avec ou sans distributeurs d'engrais	Semis manuel avec un bâton ou une canne de semis ou avec un semoir à un rang pour semis direct, tiré par un animal	
Fertilisation	En général en sols acides, appliquer des quantités réduites de phosphates solubles, tels que les phosphates naturels, qui sont aussi meilleur marché. Les sols argileux, spécialement de type Kaolinite, fixent plus de phosphore. Les nitrates de Na, Ca et K ayant des ions basiques relèvent le pH. Inversement, les nitrates d'ammoniaque, les sulfates et l'urée ont une réaction acide, modérée à forte, et ont tendance à baisser le pH. En général, appliquer environ 50 kg de N par tonne de maïs au-dessus du rendement normal obtenu sans azote et avec de bonnes pratiques culturales. Pour P et K suivre les résultats des analyses de sol ou les recommandations générales pour la région (pour le phosphore, un de Bray I <7 en sols acides indique une réponse probable, tandis qu'avec un de Bray II, une valeur <15 indique une réponse probable). Dans le cas des sols avec un pH >7, avec le test de Olsen, une valeur <5 indique une réponse probable. En ce qui concerne K, une valeur <0,2 meq/100 g de sol indique une déficience en cet élément		
	En présence d'un bon mulch, épandre à la volée tout le phosphate au semis. Fractionner les apports d'azote (2 ou 3 apports)		
Contrôle des mauvaises herbes	Au moins pendant les trois semaines qui suivent la levée, surtout dans les régions sèches, les champs de maïs devraient être exempts de mauvaises herbes. Il serait même préférable que cet état se prolonge jusqu'à ce que le feuillage recouvre		
	Application en pré-levée d'atrazine (ou simazine dans les régions pluvieuses)	Lorsque le mulch est suffisant, il ne pousse que très peu d'herbes, on peut alors facilement les contrôler à la houe ou en améliorant l'effet d'ombrage du mulch en le réarrangeant	

Ce système, qui nécessite beaucoup de main d'œuvre, convient aux zones rurales à forte population.

Conditions pour les cultures multiples

La plupart des chercheurs pensent que les cultures multiples peuvent présenter plusieurs avantages par rapport à la culture d'une seule espèce. Il n'existe toutefois pas de consensus en ce qui concerne ces avantages car ils sont souvent basés sur des critères différents, comme par exemple:

- Les rendements combinés des cultures multiples doivent être supérieurs au rendement de la culture seule présentant le rendement le plus élevé, impliquant que le besoin de l'agriculteur est tout simplement le rendement maximum sans tenir compte de la culture;
- Les cultures multiples doivent permettre le rendement normal de la culture principale plus un rendement complémentaire d'une deuxième culture, impliquant qu'une culture est plus importante que l'autre; et
- Les rendements combinés des cultures

multiples doivent dépasser les rendements combinés des cultures prises séparément.

Toutefois, une exigence de base est que les cultures multiples doivent fournir un rendement total supérieur à celui des cultures séparées.

Avantages des cultures multiples

Dans les régions de cultures pluviales strictes où la longueur de la saison de culture ne peut excéder la saison humide, ce système peut imposer une sévère limitation. Dans quelques régions d'Asie et d'Afrique ayant une pluviométrie de 300 à 600 mm, la culture simultanée est pratiquée avec des cultures de maturités semblables, bien qu'une des cultures utilise plus complètement l'humidité de la fin de la saison. Dans les régions où la pluviométrie est plus importante (supérieure à 1 000 mm) les mélanges de cultures, en particulier de cultures ayant des maturités différentes, sont courants. Dans ces cas, la culture tardive qui croît lentement (c'est-à-dire le maïs) a tendance à mûrir dans de meilleures conditions d'humidité en fin de saison (Andrews et Kassam, 1976).

En ce qui concerne l'utilisation de l'espace et du temps, les espèces cultivées en mélange peuvent avoir une productivité totale supérieure à la somme de chacune d'entre elles cultivée séparément, car elles peuvent avoir des besoins de croissance différents.

La sécurité est une autre raison pour laquelle les agriculteurs de subsistance adoptent les cultures multiples. Beaucoup de chercheurs s'accordent sur le fait que les alternatives de production des agriculteurs de subsistance sont plus réduites que celles des gros agriculteurs. Les agriculteurs de subsistance doivent s'assurer que leur investissement et leur travail seront profitables. La sécurité apportée par les cultures multiples est basée sur le fait qu'il est peu probable que toutes les cultures en mélanges soient affectées de la même manière par des facteurs biotiques et abiotiques défavorables. Néanmoins, dans quelques cas, comme celui où le maïs est infesté par une maladie dévastatrice après un développement végétatif considérable (c'est-à-dire le mildiou duveteux), la culture sans rendement aura déjà concurrencé les autres cultures pour l'eau, les éléments nutritifs et la lumière sans rien produire, ainsi les cultures qui survivent produiront moins que si elles avaient été semées seules. Dans de tels cas, la stabilité de la production aurait été mieux assurée en semant les cultures séparément.

Les cultures multiples sous la forme de cultures relais, cultures en bandes et cultures intercalaires présentent des avantages supplémentaires importants pour la durabilité du système de production: (i) en maintenant le sol continuellement couvert, elles contribuent au contrôle de l'érosion du sol; (ii) le travail et la récolte sont répartis d'une façon plus égale pendant la saison de culture; et (iii) les capacités de stockage peuvent être utilisées plus efficacement car les récoltes des différentes espèces peuvent se produire à différentes époques.

Inconvénients des cultures multiples

Les cultures multiples peuvent aussi présenter quelques inconvénients (Okigbo et Greenland, 1976):

- La mécanisation du semis et de la récolte est difficile.
- Il est plus difficile d'appliquer certains intrants, tels que les engrais, et il est virtuellement impossible d'utiliser des herbicides.
- L'expérimentation avec des cultures multiples est beaucoup plus complexe qu'avec des cultures séparées.

Formes de cultures multiples

Les cultures multiples peuvent prendre beaucoup de formes. La culture en mélange est la culture simultanée de deux espèces ou d'un mélange d'espèces non semées en ligne, tandis que la culture intercalaire en ligne désigne les cas où seule une des cultures (c'est-à-dire le maïs) est semée en ligne.

La culture intercalaire en bandes désigne les cas où une ou plusieurs espèces sont cultivées sur des bandes suffisamment larges pour permettre de les cultiver séparément, mais assez étroites pour qu'elles interagissent sur le plan agronomique (Andrews et Kassam, 1976). Par exemple deux lignes de maïs serviront de brise-vent à des tomates, des haricots, des choux ou à d'autres cultures potagères, tandis qu'il pourra lui-même intercepter une plus grande quantité de lumière. Sur des pentes, la culture intercalaire en bandes consiste à alterner des bandes de cultures en courbe de niveau alignées à angle droit avec la direction de ruissellement naturel (Aina, 1993).

La culture relais est la mise en place de semences ou de plantules entre les rangs d'une culture en train de mûrir de telle façon que la deuxième culture sera bien démarrée avant que la première ne soit récoltée (photo 61).

La rotation culturale est la succession de cultures se suivant les unes après les autres sur une même parcelle (CGIAR, 1978). Bien que, en raison de la facilité d'accès des agriculteurs à des engrais azotés minéraux relativement bon marché, l'utilisation des rotations ait beaucoup diminué dans les systèmes de production des pays développés, elle conserve tout son intérêt dans les pays en développement où l'on devrait porter plus d'attention aux séquences des cultures. La rotation et la diversité biologique ont été longtemps les pierres angulaires du succès des systèmes de production agricole traditionnelle (Francis et Clegg, 1990). Les rotations ne sont pas seulement importantes pour la nutrition des cultures et la condition physique des sols, mais aussi comme composantes des programmes intégrés de lutte contre les mauvaises herbes, les maladies et les ravageurs. Les rotations des cultures dans les systèmes de production durables à base de maïs méritent une priorité dans les agendas de recherche visant particulièrement à résoudre les problèmes de l'agriculture de subsistance à bas niveau d'intrants.

La culture en couloir, qui est un cas spécial de l'agroforesterie, est la combinaison simultanée ou séquentielle d'arbres ou de cultures ligneuses et de productions végétales (ou animales) sur une même parcelle, en appliquant une gestion des cultures compatible avec les pratiques culturales des populations locales (Atta-Krah et Kang, 1993). La culture en couloir est une technologie d'agroforesterie qui permet de soutenir la productivité de la culture par un renforcement de la protection du sol et du recyclage des éléments nutritifs et/ou par la réduction de la pression des mauvaises herbes (Kang *et al.*, cité par Fernandes et Davey, 1993). Aina (1993) rapporta l'obtention de résultats prometteurs en utilisant *Gliricidia* et *Leucaena*.

Les programmes de recherche devraient prêter une attention particulière à quelques-uns de ces systèmes, particulièrement les cultures en bandes, les cultures relais, les rotations et les cultures en couloir en raison de leurs implications dans la production durable des cultures.

Choix des variétés

Les cultures multiples étant des systèmes agricoles anciens, la plupart des espèces et variétés utilisées ont été sélectionnées par les agriculteurs au cours d'erreurs et d'essais, il en fut de même pour la gestion nécessaire à la production de deux cultures ou plus dans le but de maximaliser l'utilisation des ressources tout en réduisant les risques et en sécurisant l'approvisionnement en aliments tout au long de l'année. La recherche dans ce domaine propose de nombreux défis aux agronomes et aux sélectionneurs, car les systèmes mettent en cause des interactions complexes entre espèces et génotypes à l'intérieur des espèces et entre espèces. Ils impliquent d'autre part la prise en compte de pratiques et de circonstances environnementales, rendant difficile la sélection des meilleures variétés pour ces différentes associations.

Francis, Flor et Temple (1976) proposérent quelques caractéristiques variétales à prendre en compte en raison de leur importance dans les systèmes monoculture comparés aux systèmes de cultures multiples. Ces caractéres sont:

- L'insensibilité à la photopériode, qui est multiple à l'adaptation et permet l'élasticité dans l'utilisation de la variété en ce qui concerne la date de semis et le lieu d'utilisation;
- La maturité qui dépend de la culture et du système de culture;
- Le type de plante (hauteur, résistance à la verse, couvert végétal, etc.) qui dépend aussi de la culture et du systéme de culture. On sélectionne les plantes basses et résistantes à la verses pour leur réponse à l'azote, leur feuillage réduit et leur faible concurrence pour la lumière dans les cultures multiples;
- La réponse à la densité, qui est critique pour l'augmentation du rendement en culture pure et en cultures multiples;
- L'uniformité de floraison et de maturité qui est très importante lorsque deux cultures ou plus occupent un espace limité pendant une période déterminée:
- La réponse à la fertilisation qui est aussi très importante pour les cultures intercalaires; et
- Le rendement potentiel, résultant des caractéristiques ci-dessus ainsi que d'autres facteurs, et qui est le premier objectif des programmes de sélection.

Francis (1989) déclara que la recherche concernant les cultures intercalaires avait jusqu'à ce jour suivi des modèles qui avaient été développés au départ pour des systèmes de mono-culture aussi bien pour le choix des traitements et des unités expérimentales que pour l'utilisation des plans expérimentaux et la collecte et analyse des données. Il fit remarquer que, malgré les mêmes principes biologiques pour tous les systèmes, l'importance relative des différents facteurs et l'augmentation du nombre d'interactions dans un système intercalaire faisait qu'il était risqué d'affirmer que la technologie disponible pouvait être appliquée. Il est important de travailler sur des systèmes qui sont utilisés par les agriculteurs et qui posent des problèmes de recherche. Il est aussi important de donner des priorités aux différents facteurs. Palmer (1990) indiqua que la culture intercalaire était la technologie la plus souvent utilisée par les petits agriculteurs et que pour cette raison, il était nécessaire d'avoir une approche du système agricole dans ce type de recherche. Historiquement, les petits agriculteurs ont été les innovateurs dans le développement des systémes intercalaires et les chercheurs sont arrivés tardivement pour essayer d'améliorer les pratiques des agriculteurs. Palmer avança l'idée qu'il était nécessaire d'impliquer davantage les agriculteurs dans ce type de recherche intercalaire appliquée plutôt que dans la recherche concernant les produits, en raison de la nécessité d'adaptation agro-écologique face aux objectifs multiples des agriculteurs dans ce type de culture intercalaire.

Cultures multiples dans les régions tropicales

La nature et la séquence des cultures à alterner dans un systéme dépendent du climat, du sol, des ravageurs, des conditions de la conduite de ces cultures, de la disponibilité en main d'œuvre, de la situation du marché et, pour les agriculteurs de subsistance, des habitudes alimentaires et des besoins en nourriture. Ainsi, les systèmes de culture doivent-ils être spécialement étudiés dans le cadre d'une recherche menée aux champs et déterminés pour chaque situation agro-écologique et socio-économique dans les régions où ces systémes doivent être introduits ou améliorés. Il est aussi nécessaire de déterminer si les avantages potentiels du système compensent réellement l'impossibilité d'appliquer les technologies modernes de production qui pourraient être utilisées pour chacune des espèces, si elles étaient cultivées séparément.

Afrique

A l'exception de certaines régions d'Afrique où les méthodes agricoles suivent les systèmes européens modernes, les cultures multiples constituent la composante majeure des systèmes agricoles existants. Low et Waddington (1989) trouvèrent que dans le sud de l'Afrique, 45 à 60 pour cent des surfaces en maïs cultivées par les petits agriculteurs étaient, d'une façon ou d'une autre, cultivées en mélange avec d'autres espèces. Dans les régions sub-sahariennes, afin d'assurer un minimum de récolte, les agriculteurs mélangent souvent jusqu'à dix espèces; en effet la sécheresse, les insectes et les maladies peuvent détruire quelques espèces mais d'autres survivront.

Au Ghana, le projet CIDA-CRI (Institut de recherche des cultures du Gouvernement canadien) recommandait d'associer du maïs (31 000 pl/ha) soit avec du manioc (espacement 120 x 80 cm), soit avec du niébé (deux lignes semées entre les lignes de maïs, 25 cm entre les poquets de niébé sur la ligne) et de semer le maïs et la culture multiple en même temps (Lafitte, 1987). Edmeades (1990) rapporta des résultats d'expérimentations multilocales aux champs au Ghana, qui montraient qu'on pouvait atteindre un rapport équivalent au sol allant jusqu'à 1,5 dans des cultures intercalaires de maïs et de niébé et qu'on obtenait les rendements les plus élevés avec des densités de maïs de 25 000 à 40 000 pl/ha et de niébé de 40 000 à 60 000 pl/ha, avec les deux cultures semées en même temps. Il indiqua aussi que dans les cultures intercalaires de maïs et de manioc, les rendements du manioc diminuaient quand celui-ci était planté après le maïs, mais que l'atrazine utilisée pour le contrôle des mauvaises herbes du maïs était, jusqu'à 1 l/ha de matière active, sans risque pour le manioc. En ce qui concernait la rotation, ses résultats préliminaires montrèrent qu'en l'absence d'engrais, les rendements du maïs qui suivait un maïs chutaient significativement, mais que cette chute de rendement pouvait être complètement compensée par des apports d'engrais ou par une culture de niébé. Les niébés améliorent le rendement du maïs par l'azote qu'ils fixent et par des améliorations non précisées des conditions du sol.

Au Nigeria, les systèmes de cultures multiples les plus répandus sont les cultures intercalaires en mélange et les cultures intercalaires relais, faisant intervenir du maïs, de l'arachide, du gombo, de la citrouille, du melon et d'autres cultures. On a aussi essayé le système des cultures en allées avec du maïs, des légumineuses à graines (niébé) et du soja, alternés avec des arbres et des arbustes utilisés comme espèces de bordures, tels que *Acacia auricularia*, *Cajanus cajan* et plusieurs autres espèces dont les branches taillées sont disposées sur le sol pour en maintenir le fertilité et en améliorer le contenu en matière organique (Atta-Krah et Kang, 1993). Dans la zone forestière du Ghana de la moitié sud du pays, 90 pour cent des agriculteurs pratiquent les cultures intercalaires maïs-soja pendant la principale saison de culture, tandis que dans le nord, l'association maïs-sorgho est la plus courante. En Afrique de l'Est, on intercale le maïs avec d'autres espèces dont le haricot, la banane, ou le manioc (Okigbo et Greenland, 1976).

En Ethiopie, Zewdie *et al.* (1994) rapportèrent des résultats prometteurs de cultures de *Cajanus cajan* et de maïs sous *Faidherbia albida*, arbre qui perd ses feuilles pendant la saison des pluies. Kumwenda et Thorton (1995) passèrent en revue la littérature concernant le rôle des légumineuses dans les cultures intercalaires et ils soulignèrent l'importance de ce système de culture dans les régions à forte population en raison de l'effet stabilisateur des cultures intercalaires sur la sécurité alimentaire et de l'augmentation de l'efficacité de l'utilisation des sols. Ils déclarèrent que les légumineuses à graines les plus productives (celles qui avaient les indices de récoltes les plus élevés) et qui présentaient le moins de problèmes d'adoption parmi les agriculteurs, ajoutaient peu de matière

organique et d'azote au sol car presque toute la matière sèche au-dessus du sol et tout l'azote étaient retirés des champs avec les grains. Toutefois, des espèces telles que le pois d'Angola (*Cajanus cajan*) et la dolique (*Doilichos lablab*) offraient un compromis intéressant entre une adoption facile de la part des agriculteurs et l'amélioration du sol. Le pois d'Angola tardif est une des cultures intercalaires des plus prometteuses car il continue à croître après la récolte du maïs et produit une grande quantité de matière sèche. Même si les grains sont récoltés pour être consommés, la chute des feuilles est suffisante pour entraîner une accumulation significative de matière organique dans le sol.

Asie

En Asie, le maïs est cultivé en association avec des plantations de jeunes cocotiers, de manguiers, de haricots mung, de palmiers à huile et de jeunes hévéas. Harwood et Price (1976) indiquèrent qu'on utilise en Asie plusieurs modèles de cultures intercalaires impliquant le maïs tels que (i) des cultures présentant le même type de plantes mais de maturités différentes – maïs (trois mois) + sorgho (six mois) – et (ii) des cultures très précoces semées au début du cycle végétatif de cultures de longues durées – canne à sucre (plus d'une année) + maïs (cycle court) – et des cultures annuelles de durées inférieures à un an, pour lesquelles il existe une culture principale (haute) récoltée la première – maïs (trois mois) + manioc (dix mois) – ou une culture secondaire récoltée en premier – haricot mung (deux mois) + maïs (trois à quatre mois).

Dans les régions tropicales non irriguées d'Asie, qui sont pour la plupart soumises à un climat de mousson, les modèles culturaux sont d'abord déterminés par la durée et le volume des précipitations. Les régions sèches de l'Inde qui reçoivent moins de 1 000 mm de pluie par an ont des modèles culturaux à base de sorgho ou de petit mil, tandis que les modèles à base de maïs conviennent mieux aux régions recevant 1 000 à 1 500 mm d'eau par an. En Asie, lorsque l'irrigation est possible, elle est le plus souvent utilisée comme irrigation de complément, pour réduire les risques dus aux irrégularités de la mousson. Les zones partiellement irriguées de l'Asie du Sud-Est présentent un potentiel important pour l'augmentation de l'intensité culturale par l'adjonction d'autres cultures à une monoculture dans le but de mieux utiliser l'eau disponible d'une saison de culture légèrement rallongée grâce à l'irrigation (Harwood et Price, 1976).

En Thaïlande, les résultats de la recherche montrèrent que le modèle maïs-haricot mung (variétés respectivement SW1 et KS1) semés en même temps, était plus profitable que le traitement où le haricot mung était semé de 60 à 80 jours après la céréale. L'université de Kasetsart (1989) a aussi testé les modèles maïs-soja, maïs-arachide et maïs-coton; toutefois, les essais conduits sur la ferme de Suwan, en Thaïlande, ont montré que le rendement du maïs semé seul dépassait de 31,9 pour cent le traitement maïs + soja.

En Chine continentale et à Taiwan, province de Chine, les agriculteurs utilisent un grand nombre de modèles de cultures intercalaires en alternant fréquemment des lignes de plantes hautes et de plantes basses (par exemple, six lignes de soja et deux lignes de maïs) permettant ainsi le maximum de pénétration de la lumière et l'obtention «d'effets de bordure positifs» pour tout le maïs (IRRI, 1977). En Inde, les cultures intercalaires de variétés précoces d'arachides et de légumineuses à grains (soja, *urd* ou *urad* [*Phaseolus mung*] et niébé) chez le maïs sont courantes et ne diminuent pas son rendement. En cas de stress hydriques importants, les cultures intercalaires avec le guar et des légumes à feuilles se montrérent prometteuses (Sing, 1987).

Amérique latine

Il est bien connu que les natifs de l'Amérique

précolombienne cultivaient le maïs et les haricots soit successivement soit intercalés (Pinchinat, Soria et Bazan, 1976). En Amérique tropicale où 60 pour cent du maïs est associé à d'autres cultures, les petits agriculteurs, dans le but de tirer le meilleur parti de leurs terres, récoltent plus d'une culture par an, principalement dans les basses terres tropicales humides, plus spécialement lorsqu'elles reçoivent une pluviométrie de type bimodal apportant assez d'eau pour chaque saison de culture. Dans les systèmes de cultures intercalaires, la culture principale est celle du maïs, bien que dans le bassin de l'Amazonie et dans les basses terres de la Colombie et du Venezuela cela puisse être le manioc. Le maïs est aussi fréquemment intercalé avec des haricots – les tiges de maïs servant de tuteurs sur lesquels grimpent les haricots – ou des pommes de terre. Parfois les systèmes font intervenir des cultures annuelles et des cultures pérennes, telles que de jeunes plants de cacaoyers qui nécessitent la protection temporaire qu'offre l'ombre de plantes comme le maïs. Gordon *et al.* (1993) rapportèrent que dans quelques environnements secs de l'Amérique centrale, les cultures intercalaires ou les cultures relais de maïs avec des légumineuses fourragères, telles que *Canavalia ensiformis*, étaient intéressantes. Dans ce cas, la légumineuse est semée 15 à 30 jours après le maïs, entre les rangs tous les deux rangs de maïs. Elle fournit un fourrage de grande qualité pour les bovins et 50 kg N/ha au sol sans diminuer significativement le rendement du maïs.

BIBLIOGRAPHIE

Abdul Aziz, M.D. 1995. *Performance of maize varieties under waterlogged soil conditions.* Training Report of the 1st Reg. Training Course on Maize Agron. and Prod., Asian Maize Training Center, Farm Suwan, Pak Chong, Nakhonratchasima, Thailand.

Aina, P.O. 1993. Rainfall runoff management techniques for soil erosion control and soil moisture conservation. In *Soil tillage in Africa: needs and challenges.* FAO Soil Bull. 69. Rome.

Aldrich, R.A. & Leng, E.R. 1972. *Modern corn production.* Urbana, IL, USA, F & W Publishing.

Anderson, W.A. 1977. *Weed science: principles.* West Publishing.

Andrews, D.J. & Kassam, A.H. 1976. In *Multiple cropping.* ASA Special Publication 27. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Atta-Krah, A.N. & Kang, B.T. 1993. Alley farming as a potential agricultural production system for the humid and sub-humid tropics. In *Technologies for sustainable agriculture.* ASA Special Publication 56. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Baird, J.V. & Murdock, L.W. 1987. Proper liming for optimum corn production. In *National corn handbook.* W. Lafayette, IN, USA, Purdue University Cooperative Extension Service.

Bandel, V.A., Mulford, F.R. & Bauer, H.J. 1984. Influence of fertilizer source and placement on no-tilled corn. *Fert. Issues,* 2: 38-43.

Barreto, H.J. 1991. Soils in relation to conservation tillage: physical aspects. In *Maize conservation tillage.* Training Working Document 7. Mexico, DF, CIMMYT.

Blackie, M.J. 1994. Maize productivity in the 21st C.: the African challenge. In *4th Eastern and Southern African Reg. Maize Conf.,* 28 Mar.-1 Apr. 1994, p. xii-xxiii. Mexico, DF, CIMMYT.

Bowen, W.T. 1981. Alleviating mechanical impedance. *In* A.F. Arkin & H.M. Taylor, eds. *Modifying the root environment to reduce crop stress.* Am. Soc. Eng. Monograph 4. St Joseph, MI, USA, ASAE.

Brown, H.C.P. & Thomas, V.G. 1990. Ecological considerations for the future. *In* C.A. Edwards, R. Lal, P. Madden, R.

Miller & G. House, eds. *Sustainable agricultural systems. Soil and water conservation society.* Delray Beach, FL, USA, St Lucie Press.

Cahn, M.D., Boulding, D.R., Cravo, M.S. & Bowen, W.T. 1993. Cation and nitrate leaching in an oxisol of the Brazilian Amazon. *Agron. J.*, 85: 334-340.

Cassini, R. & Cotti, T. 1979. Parasitic diseases in maize. In *Maize. Ciba-Geigy Agrochemicals Monograph*, p. 18-21. Basel, Switzerland, CibaGeigy.

CGIAR. 1978. *Farming systems research at the international agricultural research centers.* Report of a Panel headed by Dr. John Dillon. Washington, DC, World Bank.

CIMMYT. 1991. *High yielding varieties do not necessary yield less under unfavorable conditions.* CIMMYT 1990 Annual Report. Mexico, DF.

Edmeades, G.O. 1990. *Significant accomplishments of the Ghana grains development project during phase I, 1979-1983.* Paper presented at the 10th Ann. Maize and Cowpea Workshop of the Ghana Grains Dev. Proj., Kumasi, Ghana, 20-23 Mar. 1990.

EMBRAPA. 1993. *Recomendaçoes tecnicas para o cultivo do milho.* Brasilia.

FAO. 1978. *Organic recycling in Asia.* FAO Soils Bull. 36. Rome.

FAO. 1983. *Maximizing fertilizer use efficiency.* FAO Fertilizer and Plant Nutrition Bull. 6. Rome.

FAO. 1992. *Population, nutrition and poverty in the context of sustainable agriculture, fisheries and forestry.* Consultation on Sustainable Development and Environment in Agriculture, Forestry and Fisheries in Latin America and the Caribbean, Santiago, Chile, 28-30 Apr. 1992. FAO RLAC-CSD1.

FAO. 1994. *Agri. Sci. Bull.* 112/1.

Faulkner, E.H. 1943. *Plowman's folly.* Stillwater, OK, USA, University of Oklahoma Press.

Fernándes, E.C.M. & Davey, C.B. 1993. Alley cropping on an acid soil in the upper amazon: mulch fertilizer, and hedgrow root pruning effects. In *Technologies for sustainable agriculture.* ASA Special Publication 56. Urbana, IL, USA.

Francis, C.A. 1989. New innovations in intercropping research. *In* S.R. Waddington, A.F.E. Palmer & O.T. Edje, eds. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping. Proc. of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa.* Mexico, DF, CIMMYT.

Francis, C.A & Clegg, M.D. 1990. Crop rotations in sustainable production systems. *In* C.A. Edwards, R. Lal, P. Madden, R. Miller & G. House, eds. *Sustainable agricultural systems. Soil and water conservation society.* Delray Beach, FL, USA, St Lucie Press.

Francis, C.A., Flor, C.A. & Temple, S.R. 1976. Adapting varieties for intercropping systems in the tropics. In *Multiple cropping.* ASA Special Publication 27. Urbana, IL, USA.

Gordon, R., de Gracia, N., Franco, J., González, A. & Bolaños, J. 1993. Asocio de maíz con canavalia a distintas épocas y arreglos de siembra en Azuero, Panamá. *In* J. Bolaños *et al.*, eds. *Síntesis de resultados experimentales del PRM 1992,* vol. 4. Guatemala, CIMMYT-PRM.

Harrington, L.W. 1978. *Farmer practices and problems in northern Veracruz.* CIMMYT Economics Program Internal Document. Mexico, DF, CIMMYT.

Harwood, R.R. & Price, E.C. 1976. In *Multiple cropping.* ASA Special Publication 27. Urbana, IL, USA.

Hillel, D. 1982. *Introduction to soil physics.* New York, NY, USA, Academic Press.

IRRI. 1977. *Visit of IRRI cropping systems program team to the People's Republic of China,* April 1977. Los Baños, Philippines.

Jones, E., Nyamudeza, P. & Nyati, C. 1988. Rainfed farming in natural region V. In *Cropping in the Semiarid Areas of Zimbabwe. Proc. of a Workshop*, Harare, 24-28 Aug. 1987. Agritex/DR&SS/GTZ.

Kalemu, F., Temesgen, M. & Tilahun, M. 1992. Small equipment for maize production. *In* B. Tolessa & J.K. Ransom, eds. *First National Maize Workshop*, Addis Ababa, Ethiopia, 5-7 May 1992. IAR/CIMMYT.

Kasetsart University. 1989. *Annual report.* Bangkok, Department of Agronomy and National Corn and Sorghum Research Center.

Klausner, S.D., Mathers, A.C. & Sutton A.L. 1987. Managing animal manure as a source of plant nutrients. In *National corn handbook.* W. Lafayette, IN, USA, Purdue University Cooperative Extension Service.

Kumwenda, J.D.T. & Thorton, P.K. 1995. Application of a maize crop simulation in the central region of Malawi. *Exp. Agric.*, 5: 31.

Lafitte, R.H. 1987. *On-farm agronomic research conducted in Ghana from 1979-1981. A case study.* Mexico, DF, CIMMYT.

Lafitte, R.H. 1991. *CIMMYT training handout*, extracted from J.R. Landon. Mexico, DF, Brooker Agric. Int.

Lafitte, R.H. 1994. *Identificación de Problemas en la Producción de Maíz Tropical. Guia de Campo.* Mxico, DF, CIMMYT.

Lal, R. 1986a. *Management of soil compaction and soil-water after forest clearing in upland soils of humid tropical Asia.* Paper presented at the conference on Soil Management Under Humid Conditions in Asia, Khon Kaen, Phitsanuloke, Thailand, 13-20 Oct. 1986.

Lal, R. 1986b. Soil surface management in the tropics for intensive land use and high and sustained production. *Adv. Soil Sci.*, 5: 1-108.

Lal, R. 1993. Role of no-till farming in sustainable agriculture in the tropics. In *Encontro latino americano sobre plantio direto na Pequeña Propiedade.* Secretaria da Agricultura e do Abastecimento do Parana/Instituto Agronomico do Parana, Brazil.

Lal, R., Eckert, D.J., Fausey, N.R. & Edwards, W.M. 1990. Conservation tillage in sustainable agriculture. *In* C.A. Edwards, R. Lal, P. Madden, R. Miller & G. House, eds. *Sustainable agricultural systems. Soil and water conservation society.* Delray Beach, FL, USA, St Lucie Press.

Low, A. & Waddington, S.R. 1989. *On-farm research production technologies for smallholder farmers in southern Africa: current achievements and current prospects.* Harare, CIMMYT.

Melgar, R.J. 1989. Nitrogen utilization by annual crops in the central Amazon. Raleigh, NC, USA, North Carolina State University. (Ph.D. dissertation)

Mmbaga, T.E. 1994. Chemical weed control in maize-bean intercropping. In *4th Eastern and Southern African Reg. Maize Conf.*, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Möhr, P.J. & Roux, P.M. 1979. The Effect of fertilization on maize diseases. In *Proc. 3rd South African Maize Breeding Symp.*, Potchefstrooms, Summer Grain Centre, Highveld Region, 21-23 Mar., p. 68-72. Department of Agricultural Technical Services, South Africa.

Muhtar, H.A. 1991. "Chiquita": a no-tillage planter for developing countries. In *Maize conservation tillage.* Training Working Document 7. Mexico, DF, CIMMYT.

Munawar, A., Blevins, R.L., Frye, W.W. & Saul, M.R. 1990. Tillage and cover crop management. *Agron. J.*, 82: 773-777.

Mwania, N.M., Shiluli, M.C. & Kamidi, M-K. 1989. Towards appropriate agronomic recommendations for small-holder maize production in the highlands of western

Kenya. In *Maize Improvement, Production and Protection in Eastern and Southern Africa. Proc. 3rd Eastern and Southern Africa Reg. Maize Workshop,* Nairobi and Kitale, Kenya, 18-22 Sep. 1989. Sponsored by the Government of Kenya and CIMMYT.

Ngure, M. 1994. Strategies for increasing maize production in moisture stress areas of eastern Kenya. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Odhiambo, G.D. & Ransom, J.K. 1994. Long term strategies for Striga control. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Okigbo, B.N. & Greenland, D.J. 1976. Intercropping systems in tropical Africa. In *Multiple cropping.* ASA Special Publication 27. Harare, American Society of Agronomy.

Palmer, A.F.E. 1990. Elements of an integrated intercropping research program. *In* S.R. Waddington, A.F.E. Palmer & O.T. Edje, eds. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping. Proc. of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa.* Mexico, DF, CIMMYT.

Pendleton, J.W. 1979. Cropping practices. In *Maize. Ciba-Geigy Agrochemicals Monograph,* p. 18-21. Basel, Switzerland, CibaGeigy.

Pinchinat, A.M., Soria, J. & Bazán, R. 1976. Multiple cropping in tropical America. In *Multiple cropping.* ASA Special Publication 27.

Piper, B. 1986. Note on surface water resources. *In* L.J. Foster, ed. *Agricultural development in drought-prone Africa.* London, Overseas Development Institute.

Pitman, M.G. 1981. Ion uptake. *In* L.G. Paleng & D. Aspinall, eds. *The physiology and biochemistry of drought resistance in plants.* New York, NY, USA, Academic Press.

Ramaiah, K.V., Parker, C., Vasudeva Rao, M.J. & Musselman, L.J. 1983. *Striga identification and control handbook.* ICRISAT Information Bulletin 15. India.

Ransom, J.K. 1990. Weed control in maize/legume intercrops. *In* S.R. Waddington, A.F.E. Palmer & O.T. Edje, eds. *Research Methods for Cereal/Legume Intercropping. Proc. of a Workshop on Research Methods for Cereal/Legume Intercropping in Eastern and Southern Africa.* Mexico, DF, CIMMYT.

Ritchie, S.W. 1984. *How a corn plant develops.* Special Report 48. Iowa State University of Science and Technology.

Salazar, L. 1983. *Water management on small farms: a training manual for farmers in hill areas.* Fort Collins, CO, USA, University Services Center, Colorado State University.

Sánchez, P.A. 1976. *Properties and management of soils in the tropics.* New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Siemens, J.C. & Dickey, E.C. 1987. Definition of tillage systems for corn. In *National corn handbook.* W. Lafayette, IN, USA, Purdue University Cooperative Extension Service.

Sing, J. 1987. *Current status and current prospects of maize production in India.* New Delhi, AICMIP.

Skora Neto, F. 1993. Controle de plantas danhinas em plantio direto nas Pequeñas Propriedades. In *I Encontro Latino Americano Sobre Plantio Direto na Pequena Propriedade,* 22-26 Nov. 1993. Ponta Grossa, PR, Brasil. Instituto Agronomico do Parana.

Soil Science Society of America. 1984. *Glossary of soil science terms.* Madison, WI, USA.

Soza, R.F., Adu-Tutu, K.O., Boa-Amponsem, K., Lampoh, E.K. & Haag, W. 1995. *Soil conservation through no-tillage in Ghana.* Kumasi, Ghana, CIMMYT, GGDP/CRI, Sasakawa Global 2000.

Sperling, D., Sictch, L., White, J. & Zandamela, C.B. 1994. The evaluation of open pollinated maize varieties under a range of zero input farming systems in central Mozambique. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT. pp. 306.

Tadious, T. & Bogale, T. 1994. Effect of different weed management methods on grain yield of maize in western Ethiopia. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Tasistro, A. 1991. Selecting herbicides for maize under conservation tillage. In *Maize conservation tillage.* Training Working Document 7. Mexico, DF, CIMMYT.

Tollenaar, M., Dibo, A.A., Aguilera, A., Weise, S.F. & Swanton, C.J. 1994a. Effect of crop density on weed interference in maize. *Agron. J.,* 86: 591-595.

Tollenaar, M., Dibo, A.A., Aguilera, A., Weise, S.F. & Swanton, C.J. 1994b. Effect of weed interference and soil nitrogen on four maize hybrids. *Agron. J.,* 86: 596-601.

Unger, P.W. & Kaspar, T.C. 1994. Soil compaction and root growth. *Agron. J.,* 86: 758-766.

Villachica, H., Silva, J.E., Péres, J.R., Magno, C. & da Rocha, C. 1990. Sustainable agricultural systems in South America. *In* C.A. Edwards, R. Lal, P. Madden, R. Miller & G. House, eds. *Sustainable agricultural systems. Soil and water conservation society.* Delray Beach, FL, USA, St Lucie Press.

Violic A.D., Kocher, F., Palmer, A.F. & Nibe, T. 1982. *Experimentación en Labranza-Cero en Maiz en la Region Costera del Norte de Veracruz. Reunión Latinoamericana de Ciencias Agricolas,* ALCA, Chapingo, Mexico.

Violic, A.D., Kocher, F., Palmer, A.F.E. & Nibe, T. 1991. Zero-tillage maize experimentation in the coastal region of northern Veracruz. In *Maize conservation tillage.* Training Working Document 7. Mexico, DF, CIMMYT.

Vogel, H., Nyagumbo, Y. & Olsen, K. 1994. Effects of tied ridging and mulch ripping on water conservation in maize production on sandvel soils. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Waddington, S.R., Edmeades, G.O., Chapman, S.C. & Barreto, H.J. 1994. Where to with agricultural research for drought-prone maize environments? In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Western Fertilizer Handbook. 1973. Soil Improvement Committee, California Fertilizer Association, USA.

Young, T. & Burton, M.P. 1992. *Agricultural sustainability: definition and implications for agricultural and trade policy.* FAO Economic and Social Development Paper 110. Rome, FAO.

Zewdie, L., Reddy, M.S., Admassu, H., Biru, B. & Mariam, E.G. 1994. Maize agronomic research to alleviate moisture stress, low soil fertility and weed problems in dryland areas of Ethiopia. In *Maize Research for Stress Environments. Proc. 4th Eastern and Southern Africa Reg. Maize Conf.,* Harare, Zimbabwe, 28 Mar.-1 Apr. 1994. Mexico, DF, CIMMYT.

Gestion intégrée des ravageurs

G. Granados

Les insectes sont parmi les principaux facteurs abiotiques responsables de perte de productivité chez les plantes cultivées. Bien avant l'apparition du contrôle chimique avec la découverte du DDT, les agriculteurs utilisaient déjà tous les moyens à leur disposition pour minimiser les pertes qu'ils causaient à leurs cultures. Ils pratiquaient ainsi déjà la gestion intégrée des ravageurs (GIR) comme l'a définie la FAO: «La gestion intégrée des ravageurs est un système de gestion qui, dans le contexte de l'environnement concerné et des dynamiques des populations d'espèces ravageuses correspondantes, utilise toute les techniques et méthodes de contrôle adaptées, de la façon la plus appropriée, pour maintenir les populations de ravageurs à un niveau inférieur aux seuils de dommages économiques».

D'après Flint et Van den Bosch (1981), cinq approches principales étaient déjà bien établies et utilisées à la fin du dix-neuvième siècle: (i) le contrôle biologique; (ii) le contrôle mécanique et physique; (iii) le contrôle cultural; (iv) le contrôle chimique; et (v) l'utilisation de variétés résistantes. Les pratiques suivantes étaient utilisées conjointement ou pour remplacer l'emploi d'insecticide: (i) la rotation des cultures; (ii) la manipulation des dates de semis pour éviter les apparitions d'attaques massives de ravageurs; (iii) la destruction des mauvaises herbes et des repousses des cultures en même temps que la fertilisation convenable de la culture; (iv) le travail du sol au bon moment pour exposer les insectes du sol; (v) la destruction des résidus de cultures (pour priver des ravageurs comme le foreur des tiges du maïs, le charançon des capsules du coton et beaucoup d'autres espèces, d'abris pour hiverner); et (vi) la mise en place de cultures pièges pour attirer les ravageurs loin des cultures économiquement importantes. Le contrôle chimique des ravageurs était réalisé avec de simples composés arsenicaux, de l'antimoine, du sélénium, du soufre, du thallium, du zinc et du cuivre, et des dérivés alcaloïdes de plantes comme le pyrèthre, le derris, le quassias et les infusions de feuilles de tabac. On commençait à réaliser le «contrôle biologique classique» de certains insectes ravageurs exotiques introduits par l'importation et l'établissement de leurs ennemis naturels. Le premier succès important de contrôle biologique fut le contrôle de *Icerya purchasi* Maskell, la cochenille cotonneuse, ravageur très grave des agrumes, en utilisant la coccinelle australienne *Rodolia cardinalis* (Mulsant). On trouve beaucoup d'autres exemples de contrôles biologiques d'insectes ravageurs réussis, mettant en jeu des guêpes parasites, des Tachnidés, des coccinelles, etc. La littérature a présenté de nombreux exemples de l'efficacité d'un grand nombre de parasites pour le contrôle des ravageurs du maïs, parmi ceux-ci plusieurs espèces de *Trichogramma* spp. pour contrôler le foreur américain de la canne à sucre *Diatraea saccharalis* (Fab), une mouche tachinidée *Lydella stabulans grisencens* Robineau-Desvoidy parasitant 45 à 70 pour cent des larves de pyrale *Ostrinia nubilalis* (Hbn), un autre Tachinidé *Winthemia quadripustulata* Fabricius parasitant les larves de noctuelles et beaucoup d'autres larves. Le contrôle biologique classique s'ajouta à

l'approche traditionnelle déjà largement utilisée et dont les avantages naturels étaient sauvegardés pour aider au contrôle des ravageurs. De plus, avant la découverte du DDT, de nombreux instituts menèrent des recherches sur les variétés résistantes. Parmi celles-ci on peut citer les variétés résistantes aux insectes suivants: la sauterelle *Melanoplus differentialis* (Thomas) (Brunson et Painter, 1938), la punaise *Blissus leucopterus* (Say) (Flint, Dungan et Bigger, 1934), le puceron des feuilles de maïs *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) (McColloch, 1921; Hubber et Stringfield, 1940), le ver de l'épi de maïs *Helicoverpa zea* Boddie (Poole, 1938), la pyrale *Ostrinia nubilalis* (Hbn) (Marston et Mahoney, 1933) et la chrysomèle *Diabrotica* spp. (Fernell, 1946).

De nombreux instituts ont aussi mené des recherches sur les composantes importantes de la gestion intégrée des ravageurs que sont la biologie, l'écologie et la dynamique des populations des ravageurs principaux et secondaires. Puis l'usage du DDT et d'autres pesticides organiques de synthèse se développa et entraina un changement d'attitude révolutionnaire chez ceux qui les utilisèrent pour le contrôle des ravageurs (Flint, et Van den Bosch, 1981): «Là où les agriculteurs avaient d'abord parlé de tolérer un certain niveau d'espèces nocives, ils parlèrent alors d'éradication des ravageurs. On envisagea alors l'extermination d'espèces entières d'insectes ravageurs, d'organismes pathogènes des plantes et de mauvaises herbes, et on attendit 100 pour cent de destruction de leurs actions de contrôle des ravageurs. Les nouveaux produits chimiques étaient des poisons si efficaces qu'il ne semblait plus nécessaire de continuer à mener les vieilles pratiques de contrôle des ravageurs telles que les rotations préventives, les cultures sanitaires, l'encouragement des ennemis naturels, les pratiques culturales spéciales, etc. Dans certains cas on ignora simplement ces pratiques et on les abandonna».

De plus, avec la découverte et l'utilisation des insecticides organiques de synthèse, les producteurs et les consommateurs s'habituérent à réclamer des produits exempts d'insectes et protestèrent à la moindre marque de dégât d'insecte sur les produits agricoles. En raison de cette demande, de la facilité d'utilisation et du coût relativement bas des nouveaux insecticides, les producteurs ne s'inquiétèrent plus de savoir si leurs cultures étaient légèrement ou très infestées et traitèrent simplement d'après un programme établi (une fois ou deux fois par semaine), du semis à la récolte. La rémanence et l'extrême efficacité (100 pour cent de contrôle) des insecticides utilisés par les agriculteurs renforcèrent la pression exercée sur les écosystèmes. Très rapidement les effets négatifs de cette utilisation à grande échelle et sans discernement des insecticides commencèrent à se faire sentir en termes de: (i) développement de populations d'insectes résistants; (ii) réapparition des ravageurs traités; (iii) apparition de ravageurs secondaires; et (iv) contamination environnementale.

DÉVELOPPEMENT DE POPULATIONS D'INSECTES

Développement de populations d'insectes résistants aux insecticides

Dans toutes les populations, il existe une variabilité entre les individus pour leur capacité à résister à des facteurs de stress, y compris aux effets létaux des insecticides. Quand les insecticides sont appliqués sur une population, quelques individus, très peu au début, survivent tandis que la majorité est tuée. Plusieurs mécanismes peuvent être responsables de leur survie, mais le plus important est la constitution génétique de ces individus qui leur permet de: (i) produire des enzymes pour combattre le pouvoir toxique des insecticides; (ii) manifester un mécanisme comportemental empêchant une exposition fatale; (iii) posséder une barrière physique à

la pénétration des insecticides; ou (iv) une combinaison de ces caractères. La reproduction des individus survivants donnera naissance à une population qui présentera un plus grand nombre d'individus résistants. Si la pression de sélection est maintenue par l'application du même insecticide, en quelques générations, la population d'insecte sera largement constituée d'individus résistants et cet insecticide sera inefficace à les contrôler. Vingt ans après que les mouches soient devenues résistantes au DDT, un total de 224 espèces d'insectes et d'acariens devinrent également résistants à un ou plusieurs groupes d'insecticides (Luck, Van den Bosch et Garcia, 1977). Au Brésil, on a signalé chez le maïs des populations de *Sitophilus zeamaïs* résistantes au DDT et aux pyréthrines (Guedes *et al.*, 1995), tandis que *Helicoverpa armigera* s'est montré, en Nouvelle Zélande, soixante-neuf fois plus tolérant au fenvalerate (Cameroon, Walker et Herman, 1995). Aux Etats-Unis, on a signalé que *Ostrinia nubilalis*, *Diabrotica* spp. et plusieurs espèces d'insectes de stockage des grains étaient résistants à un ou plusieurs insecticides (Glass, 1975).

Réapparition de ravageurs traités

On a observé qu'après avoir contrôlé la population d'un insecte ravageur avec l'application d'un ou plusieurs insecticides, celle-ci diminuait considérablement, mais seulement temporairement; en effet, plus tard dans la saison la population d'insectes réapparaissait à un niveau plus élevé et plus préjudiciable. Ceci pouvait se produire parce qu'en contrôlant l'insecte ravageur avec un insecticide à large spectre, les ennemis naturels du ravageur avaient aussi été tués et le faible nombre épargné ne trouvait plus assez de nourriture (les ravageurs) pour survivre et mourait de faim. Mais les quelques individus ravageurs survivants avaient à leur disposition une quantité illimitée de nourriture (la culture) et étaient capables de se reproduire très rapidement parce qu'ils n'avaient plus d'ennemis naturels pour contrôler la croissance de leur population. On n'a pas signalé d'exemples de résurgence de ravageurs traités chez le maïs, toutefois, on a étudié ce phénomène chez d'autres insectes comme le ver de la capsule du coton (Van den Bosch et Messenger, 1973), le ver de l'épi de maïs, le perforateur de la feuille de coton, la punaise *Lygus*, les pucerons du coton et du choux et le ver du choux (Glass, 1975).

Apparition de ravageurs secondaires

Ce phénomène a été bien étudié avec des espèces d'insectes qui n'ont normalement pas d'incidence économique dans une culture donnée et dont l'effectif de la population augmente soudainement jusqu'à un niveau dommageable pour la culture. L'augmentation soudaine de la population d'insectes est généralement le résultat de la destruction de ses ennemis naturels sous l'action d'un insecticide utilisé pour contrôler des ravageurs principaux. L'apparition de la cochenille cotonneuse des agrumes dans les vergers de Californie aux Etats-Unis, à la suite de l'utilisation du DDT à grande échelle pour contrôler d'autres ravageurs des agrumes, est un exemple bien connu de l'apparition dévastatrice d'un ravageur secondaire. Les populations de cochenilles avaient été jusqu'alors maintenues à un niveau faible et sans incidence économique par un contrôle biologique réalisé par un ennemi naturel, la coccinelle *Rodalia cardinalis*. Toutefois, cet insecte s'était avéré très sensible au DDT et soudainement la cochenille n'avait plus d'ennemi naturel pour la contrôler. Pour corriger la situation et pour retourner à l'état précédent, il fut nécessaire d'ajuster les pulvérisations de DDT et de réintroduire des populations de *R. cardinalis* dans les vergers d'agrumes de Californie. L'apparition de la sauterelle brune du riz, l'apparition d'Arachnides sur les fruits et de la mouche blanche sur le coton sont d'autres exemples classiques avec les pesticides modernes.

Contamination environnementale

L'inquiétude de nombreux scientifiques pour les dommages possibles que les insecticides pouvaient causer à l'environnement passa inaperçu et ne fit l'objet d'une première publication qu'en 1962, avec la sortie du livre célèbre de Rachel Carson, intitulé *Silent spring* (Printemps silencieux). Peu de temps après, on commença à découvrir que le DDT et beaucoup d'autres insecticides, en particulier les hydrocarbones chlorés, étaient en train de contaminer l'environnement partout dans le monde et s'accumulaient à des niveaux dangereux dans les tissus et les graisses de réserve de beaucoup d'organismes, y compris chez les poissons dans les profondeurs des océans. On les découvrit chez les pingouins de l'antarctique, les grenouilles de l'hémisphère nord et même dans le lait maternel humain. Les effets de contamination des pesticides ne se limitent pas au lieu où ils ont été épandus mais les pesticides sont déplacés par le vent, par l'eau et par les chaînes écologiques vers des lieux éloignés des endroits où les pesticides ont été appliqués. On doit aussi prendre en compte la nature dangereuse des pesticides agricoles, les empoisonnements chroniques graves subis par les travailleurs agricoles, par les responsables des traitements des ravageurs et par d'autres personnes exposées aux divers insecticides, notamment les organophosphates.

En conséquence, en 1972, on interdit aux Etats-Unis l'emploi du DDT pour la plupart de ses utilisations; plus tard on interdit ou l'on restreint l'usage de l'aldrin, de la dieldrin, de l'endrin, de l'heptachlor, du DBCP et du chlordane. Cette décision fut rendue nécessaire car les Etats-Unis était probablement le premier consommateur de produits agrochimiques du monde. Toutefois, l'interdiction de quelques insecticides n'était pas la solution finale, car dans la plupart des cas les insecticides interdits avaient été remplacés par d'autres produits qui eux aussi contaminaient. En dernière analyse émergea l'idée que l'on ne devait par interdire tous les pesticides mais plutôt les utiliser correctement et d'une façon non polluante. La démarche scientifique la plus évidente pour arriver à ce résultat est de considérer les pesticides comme faisant partie du schéma de gestion intégrée des ravageurs.

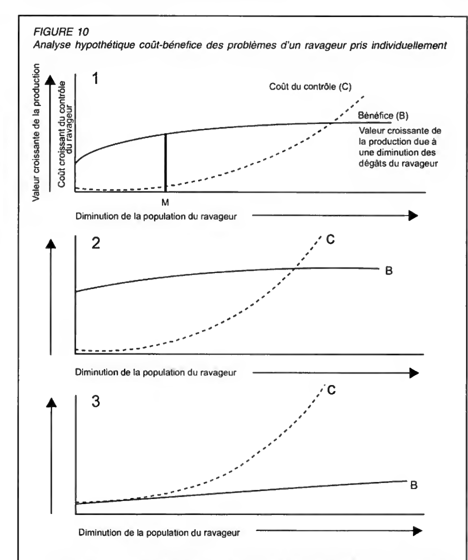
CONCEPT MODERNE DE GESTION INTÉGRÉE DES RAVAGEURS (GIR)

Il existe beaucoup de différences dans l'approche du contrôle des ravageurs d'avant la seconde guerre mondiale et dans la gestion intégrée des ravageurs qui est aujourd'hui couramment mise en place dans un certain nombre de cultures. Dans la GIR moderne on utilise plusieurs combinaisons de méthodes compatibles pour obtenir le meilleur contrôle en perturbant le moins possible l'environnement. On développa, durant l'ère qui précéda le DDT, beaucoup de bonnes techniques pour lutter contre des ravageurs individuels, y compris des méthodes de contrôle physique et biologique dont beaucoup sont encore utilisées. Toutefois, à cette époque, les méthodes étaient rarement coordonnées en un programme pour évaluer l'interaction de deux opérations (ou plus) de gestion des ravageurs. De plus, peu de méthodes considérèrent le besoin d'estimer la taille des populations des insectes ravageurs et de leurs ennemis naturels. En utilisant ces informations, on peut prédire les évolutions futures des populations et déterminer si des mesures complémentaires de contrôle doivent être appliquées ou non. En fait, ce suivi est la clé de la gestion intégrée des ravageurs.

Le suivi des populations d'insectes devint un outil qui servit à développer le concept clé des niveaux économiques et du seuil d'action de contrôle (figure 10).

Durant les trente dernières années, les entomologistes ont développé plusieurs nouveaux outils de contrôle efficaces ayant un minimum d'effet perturbant sur les écosystèmes. Ces outils qui font maintenant

FIGURE 10
Analyse hypothétique coût-bénefice des problèmes d'un ravageur pris individuellement



1. La stratégie optimale pour le contrôle du ravageur (c'est à dire valeur maximum de B - C) est en M.
2. La stratégie optimale pour le contrôle du ravageur est de ne pas dépenser d'argent pour son contrôle (c'est à dire la valeur maximum de B - C se produit lorsque le coût du contrôle est zéro.
3. Le contrôle de la population du ravageur n'est pas rentable, le coût du contrôle exède toujours le profit (c'est à dire que le contrôle ne peut être justifié).

Source: D'après Flint et Van den Bosch, 1981.

partie du concept de la GIR incluent: l'utilisation d'insecticides sélectifs, l'utilisation de phéromones (produits attractifs sexuels), l'utilisation de pathogènes d'insectes pour le contrôle des ravageurs et l'utilisation de la stérilité mâle. Les huit méthodes principales suivantes, qui peuvent et doivent être associées par deux ou plus selon les cultures, l'insecte ou les insectes concernés, et les conditions de l'écosystème résument les composantes possibles d'un système de GIR. Ces méthodes sont: le contrôle biologique, les variétés résistantes, les pratiques culturales, le contrôle mécanique, le contrôle physique, le contrôle légal, le contrôle autocide et le contrôle chimique.

Dans beaucoup de programmes modernes de GIR ces méthodes sont souvent présentées d'une manière plus facile à utiliser par les agriculteurs et les équipes de vulgarisation. A cet effet, on a développé les quatre principes de GIR suivants qui peuvent être appliqués directement aux champs:

- Conduire une culture saine. Ce principe concerne les pratiques culturales, les variétés résistantes, les rotations, les milieux et la gestion de ces éléments.
- Conserver les ennemis naturels. Ce principe combine les contrôles naturels endémiques des ravageurs, des maladies, des rongeurs et autres vertébrés et des nématodes, ainsi que les contrôles biologiques introduits.
- Observer la culture régulièrement. Ce principe implique le suivi du sol, de l'eau, du développement des plantes, et du développement des ravageurs et des maladies sur la culture pour mettre ensuite en place les diverses mesures de contrôle décidées à partir de critères économiques, sociaux et écologiques.
- Les agriculteurs deviennent des experts. Enfin la GIR n'est pas pour les agriculteurs mais elle est conduite par les agriculteurs. Les agriculteurs doivent être des experts dans l'identification des problèmes aux champs et dans les décisions appropriées à prendre.

Contrôle biologique

La plupart des auteurs divisent le contrôle biologique en contrôle biologique classique et contrôle biologique naturel.

Contrôle biologique naturel

Dans la nature, beaucoup d'insectes qui pourraient devenir des ravageurs importants des cultures ne le deviennent pas parce qu'ils sont contenus par des ennemis naturels. Cette efficacité du contrôle biologique naturel passa en grande partie inaperçue par les entomologistes jusqu'au début du vingtième siècle, très probablement parce que les insecticides disponibles (les fractions d'huile de pétrole, les composés des métaux lourds et le soufre élémentaire) étaient plus ou moins sélectifs et ne perturbaient pas trop l'environnement. Toutefois, avec l'arrivée des pesticides modernes à large spectre et forte rémanence l'environnement fut fortement perturbé. Les ennemis naturels furent exterminés entraînant la réapparition des insectes traités, l'apparition induite de ravageurs secondaires et la résistance aux insecticides, phénomènes qui devinrent une réalité dérangeante.

Contrôle biologique classique

Ce terme est utilisé quand un ravageur est contrôlé par des ennemis naturels introduits. Ce type de contrôle a été mis en place, dans la plupart des cas, pour des ravageurs exotiques qui ont été introduits dans une nouvelle région, sans les ennemis naturels de leurs régions d'origine. Dans de telles circonstances, les populations des ravageurs exotiques peuvent atteindre des niveaux très dommageables pour la culture, qui nécessiteront des actions de contrôle telles que le contrôle biologique classique, pour ramener ces populations à des niveaux ne comportant pas d'incidence économique. La méthodologie du contrôle

biologique classique implique l'identification de l'habitat d'origine du ravageur, la détermination de ses ennemis naturels et leur introduction dans l'environnement envahi. Elle implique aussi le rétablissement de la relation hôte-ennemi naturel et le contrôle permanent du ravageur exotique. Cette approche s'est avérée efficace pour contrôler plus d'une centaine d'insectes et de mauvaises herbes à travers le monde (Glass, 1975).

On a signalé la lutte réussie contre des insectes du maïs par contrôle biologique en Suisse, en France et en Allemagne pour la pyrale *Ostrinia nobilalis* (Hubner), en utilisant des œufs du parasite *Trichogramma evanescens* (Heyde, 1991). En ce qui concerne le foreur oriental ou asiatique du maïs *Ostrinia furnacalis* Guenee, Tzeng et Wu (1990) signalèrent qu'à Taiwan, province de Chine, les producteurs de maïs adoptèrent une série de techniques de GIR qui incluait le contrôle biologique (en utilisant *Trichogramma ostrinidae*), le contrôle cultural (castration des plantes de maïs) des agents microbactériens (*Bacillus thuringiensis*) et le contrôle chimique (une application d'insecticide au stade précoce du verticille). Youm, Gilstrap et Browning (1990) signalèrent la présence de plusieurs parasites et prédateurs de foreurs américains du maïs *Diatraea saccharalis*, *D. lineolata*, *Elasmopalpus lignosellus* et *Eoseuma loftini* dans la basse vallée du Rio Grande au Texas, aux Etats-Unis. On a élevé le parasite *Trichogramma* spp., les larves des parasites *Bracon* spp., *Argyles* spp., *Cotesia flavipes*, *Iphiaulax* spp. *Allorhogas pyralophagus* et *Rhygoplitis aciculatus* et la pupe du parasite *Archytas marmoratus* pour le contrôle d'une ou de plusieurs espèces de foreurs du maïs; toutefois leur parasitisme fut faible et le contrôle inefficace. Ceci montre clairement que le contrôle biologique naturel n'est pas toujours efficace et que pour avoir un niveau satisfaisant de parasitisme il est, dans de nombreux cas, nécessaire d'augmenter le nombre de parasites en les élevant et les relâchant dans la nature. C'est ce qui a été fait avec succès pour le contrôle des foreurs du maïs et l'établissement des parasites dans les écosystèmes de plusieurs pays tels que la Chine (Lui *et* al., 1990), les Philippines (Feckel, 1990) et la France.

Utilisation d'agents microbiologiques

L'utilisation de bactéries, de virus, de champignons et de nématodes entomopathiques pour le contrôle des insectes ravageurs peut être une composante importante des programmes de GIR. On peut trouver sur le marché des formulations commerciales de bactéries (*Bacillus thuringiensis*) et du *Nuclear Polihedrosis Virus* (NPV).

Bactéries

On a réalisé beaucoup d'études de par le monde sur l'utilisation de *Bacillus thuringiensis* (Bt), bactérie cristallifère formant des spores, pour le contrôle des insectes. On sait qu'au moment de la sporulation, les cellules de Bt produisent aussi des cristaux en forme de diamant. Ces cristaux contiennent une toxine appelée endotoxine delta, capable de paralyser les intestins des larves de beaucoup d'espèces de Lépidoptères. Après consommation d'une certaine quantité de Bt, les larves sensibles arrêtent de se nourrir et meurent. Les larves les plus sensibles sont celles dont le pH alcalin de l'intestin est capable de décomposer les cristaux en composants toxiques. Bien que Bt puisse infester les insectes Coléoptères, Diptères, Hyménoptéres, Orthoptéres et Lépidoptères, l'endotoxine delta n'affecte que les larves des Lépidoptères. Aussi l'utilisation de Bt s'est-elle limitée à ce groupe d'insectes. On a trouvé que prés de 200 espèces de Lépidoptères étaient sensibles à Bt (Heimpel, 1967).

On a utilisé avec succès *Bacillus thuringiensis* pour contrôler: (i) le foreur oriental ou asiatique du maïs à Taiwan, province de Chine, (Tzeng et Wu, 1990) et aux

Philippines (Morallo-Rejesus et Javier, 1985); (ii) le ver de l'épi de maïs *Heliothis armigera* à Taiwan, province de Chine, (Yen, 1988); (iii) la noctuelle américaine du maïs *Spodoptera frugiperda*, (All *et al.*, 1994; Prado, 1993); (iv) la pyrale du maïs *Ostrinia nubilalis* aux Etats-Unis (Siegfried *et al.*, 1995); et (v) 16 espèces de Lépidoptères en Colombie (ICA, 1975).

Pour tirer profit de l'efficacité reconnue de Bt dans le contrôle des larves de Lépidoptères, on a, grâce à des techniques d'ingénierie génétique, introduit avec succès le gène Bt dans des variétés de maïs. On a ainsi créé des individus transgéniques capables de produire des toxines Bt, résistants à plusieurs espèces de Lépidoptères dont la pyrale (Tomasino, *et* al., 1995; Kosta, 1990) et la noctuelle (All *et al.*, 1994).

Virus

Les virus qui causent des maladies jouent un rôle important dans la régulation des populations d'insectes dans la nature. On a d'abord isolé des virus pathogènes d'insectes Lépidoptères et Hyménoptères puis, dans une moindre mesure, de Coléoptères, Orthoptères, Diptères, Hémiptères, Névroptères et Trichoptères (David, 1975).

Les virus ainsi que les bactéries et les autres agents microbiologiques doivent être ingérés par l'insecte pour causer la maladie et la mort des hôtes sensibles. Parmi les symptômes des maladies virales chez les insectes on remarque la perte de l'appétit, un comportement géotropique négatif (l'insecte se suspend lorsqu'il atteint le sommet de la plante) et le fait que le corps coule à l'extérieur du tégument.

Même s'il y a eu quelques cas exceptionnels de contrôle d'insectes par les virus, tels que le contrôle de *Trichoplusia ni* chez le coton en Colombie, en utilisant *Nuclear Polihedrosis Virus* (NPV) (Cujar et Alcaraz, 1973), l'utilisation des maladies virales pour le contrôle des insectes n'est pas très répandue. Les fortes doses nécessaires pour l'efficacité du contrôle font que le traitement est une opération coûteuse et par conséquent peu attractive pour les agriculteurs.

Champignons

Il est facile de détecter les insectes attaqués par des champignons car leur corps est généralement recouvert de mycélium ou de fructifications du champignon. Jusqu'à présent, on a recensé plus de 40 genres de champignons entomopathogénes. Parmi les quelques champignons qui ont été étudiés, on peut citer les genres *Beaveria*, *Metharhizium*, *Entyhomoptera*, *Coelomomyces*, *Cordyceps*, *Nomuraea*, *Aschersonia* et *Hirsutella* (Roberts, 1973; Roberts et Yendol, 1971).

Il n'existe aucune formulation commerciale de champignon entomopathogène sur le marché. La principale raison est qu'il est difficile d'obtenir une formulation avec des conidies pouvant résister à de longues périodes de stockage.

De plus, la difficulté pour les agriculteurs de réaliser les conditions de températures et d'humidités très spécifiques dont les champignons ont besoin pour être efficaces, limite leur utilisation. Néanmoins, les champignons sont une composante importante du contrôle biologique naturel des insectes.

Nématodes, protozoaires et rickettsies

Le rôle de ces organismes pour le contrôle des insectes est généralement qualifié de prometteur dans la littérature. Nickle et Grijpma (1974) ont mentionné la présence de nématodes, tels que *Hexamermis albicans* infestant le foreur américain de la canne à sucre *Diatraea saccharalis* et la noctuelle américaine du maïs *Spodoptera frugiperda*. Landazabal. Fernandez et Fugueroa (1973) signalèrent que le nématode *Neoaplectana carpocapsae* (=*N. Dutkyi*) contrôlait 70 pour cent de la noctuelle américaine du maïs en Colombie. En raison de leur facilité d'élevage, l'utilisation commerciale des nématodes est

une possibilité sérieuse pour le contrôle des ravageurs du maïs (Bustillo, 1976).

Les protozoaires pourraient jouer un rôle important dans le contrôle des insectes, toutefois ils ont été peu étudiés jusqu'à maintenant en raison de leur lenteur à tuer les ravageurs et de leur action peu visible sur les populations d'insectes. Les groupes des Neoparinés et des Microsporidés sont les protozoaires qui infestent les larves de lépidoptères sous les tropiques.

On n'a pas utilisé les rickettsies pour le contrôle des insectes car on a démontré qu'ils sont aussi pathogènes pour les animaux à sang chaud.

Variétés résistantes

Le chapitre «Sélection pour la résistance aux insectes» donne une description détaillée des concepts de base de la résistance de la plante hôte aux insectes. Ce même chapitre résume aussi les résultats et les méthodes de sélection utilisées pour la création de variétés de maïs résistantes aux insectes.

L'utilisation de variétés résistantes aux attaques d'insectes est une méthode de contrôle de l'insecte qui est écologiquement saine (les variétés résistantes ne contaminent pas); elle est bon marché pour l'agriculteur (même si elle est onéreuse pour l'institut de recherche qui développe les variétés résistantes) et elle est compatible avec les autres composantes de la GIR.

L'utilisation de variétés résistantes a été la principale, et dans un grand nombre de cas, la seule méthode économique de contrôle des insectes (Painter, 1951). Toutefois, elle ne doit pas être considérée comme la seule solution d'ensemble aux dégâts d'insectes et la seule méthode de contrôle pour les raisons suivantes:

- Le niveau de résistance d'une variété à un ravageur donné n'est pas toujours suffisant pour maintenir les dégâts du ravageur à un niveau inférieur au seuil économique.
- Si le mécanisme de la résistance observée de la variété n'est en fait qu'un mécanisme de tolérance, il sera sans effet sur la dimension de la population d'insectes. Ce fait pourrait être dangereux pour toutes cultures voisines sensibles aux attaques du même insecte.
- Dans certains cas, le caractère qui confère la résistance à un insecte conditionne aussi la sensibilité à un autre insecte. Tingey, Leigh et Hyes (1975) ont bien étudié ce phénomène chez les variétés de coton.
- Dans la nature, toutes les populations d'insectes sont constituées de différentes souches (biotypes) qui peuvent être morphologiquement identiques ou différentes entre elles mais qui sont physiologiquement différentes. Une variété donnée peut être résistante à un biotype mais sensible à un autre. Dans ce cas, la variété résistante exercera une pression de sélection sur la population de l'insecte, et seuls les biotypes résistants survivront. Elle ne tarde pas à perdre sa résistance à l'insecte ravageur dès que ce phénomène se produit.
- On a trouvé des biotypes dans un grand nombre d'espèces d'insectes, dont le puceron taché de la luzerne (Pesho, Liberman et Lehman, 1965), le puceron du pois (Cartier *et al.*, 1965), la mouche de Hesse (Painter, 1930), la punaise (Everton et Gallum, 1980), la pyrale (Painter, 1951) et beaucoup d'autres.

Pratiques culturales

Le principal objectif en jouant avec les pratiques culturales est de créer un environnement défavorable aux insectes ravageurs, rendant leur survie plus difficile et, si possible, de rendre la culture moins sensible aux attaques d'insectes. Pour réussir à réduire les populations d'insectes, les pratiques culturales doivent, d'une certaine façon, gêner le déroulement normal d'au moins un stade du cycle de la vie de l'insecte. Les agriculteurs acceptent plus facilement les pratiques qui n'entraînent pas de dépenses supplémentaires

et ce d'autant plus s'ils considèrent le contrôle cultural comme étant plutôt préventif que curatif. On peut regrouper les pratiques culturales pour le contrôle des insectes dans les cultures de céréales, et donc dans le maïs, de la façon suivante: préparation du sol, dates de semis, récolte précoce, destruction des plantes des hôtes alternatifs, abandon de la culture continue d'une même espèce, destruction des résidus de culture, cultures associées, rotation des cultures, densité des plantes, fertilité du sol et gestion de l'eau.

Préparation du sol

Théoriquement, le labour peut réduire les populations d'insectes du sol en les exposant à l'action de leurs ennemis naturels. Johnson *et al.* (1984) montrèrent que le labour réduisait les dégâts de vers gris. Toutefois, le travail du sol peut avoir des effets très négatifs sur les populations d'insectes utiles (Shenk et Saunders, 1981). Reddy *et al.* (1994) montrèrent l'intérêt du non travail du sol par rapport au travail conventionnel pour réduire les dégâts de termites chez le maïs. Shenk et Saunders (1984) rapportèrent aussi que les dégâts causés par *Diabrotica balteata* Lec., *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), *Cyrtomenus bergi* Froeschner et *Phyllophaga* spp. étaient significativement moins importants en l'absence de labour qu'avec travail conventionnel du sol.

Date de semis

Le fait de jouer sur la date de semis pour faire coïncider le stade le plus sensible de la culture avec une époque où la population d'insectes est faible ne coûte rien au producteur et peut aider à réduire les dégâts d'insectes. Andrews et Howell (1989) signalèrent que les semis précoces permettaient de réduire les populations de vers blancs et de noctuelles américaines chez le maïs. Morallo-Rejesus (1985) rapporta qu'aux Philippines les semis précoces permettaient de réduire les populations de foreurs asiatiques du maïs.

Récolte précoce

La récolte du fruit (de l'épi dans le cas du maïs) avant qu'il ne soit attaqué par les insectes ravageurs permet d'assurer le meilleur profit. La récolte précoce réduit les infestations aux champs de *Sitophilus zeamais* (Andrews et Howell, 1989).

Destruction des plantes de l'hôte alternatif

La destruction de l'hôte alternatif prive l'insecte ravageur de nourriture et/ou d'abri qui sont nécessaires à sa prolifération. Howell (1980) a montré que le contrôle de la mauvaise herbe *Digitari sanguinalis*, qui est la plante hôte de la sauterelle *Macis latipes*, réduisait les dégâts du maïs au-dessous du seuil économique.

Eviter la culture continue d'une même espèce

Le foreur asiatique *Ostrinia funacalis* est, aux Philippines, un insecte ravageur important du maïs. L'incidence de cet insecte est plus grave sur l'île de Mindanao où l'on cultive le maïs tout au long de l'année; le foreur a ainsi de la nourriture de façon continue et peut se reproduire continuellement, entraînant des niveaux de dégâts très importants. Toujours en Asie, les niveaux d'infestation de la sauterelle brune du riz *Nilaparvata lugens* sont particulièrement élevés en raison de la culture continue du riz. Une période sans culture de la plante hôte, d'une durée au moins égale à une génération de l'insecte, entraînerait des réductions très importantes de ces ravageurs en Asie.

Destruction des résidus de culture

Pour beaucoup d'insectes, la pupaison et/ou l'hibernation se produisent dans les résidus de la plante hôte. La destruction de ces résidus prive l'insecte ravageur d'un abri pour compléter son cycle. Cette destruction entraîne une diminution des populations pour les

saisons culturales qui suivent. La pupaison de tous les foreurs du maïs a lieu à l'intérieur des tiges et des épis de la plante. La destruction (hachage) des résidus de plantes, rapidement après la récolte, détruit une proportion importante de pupes, entraînant une diminution des populations de foreurs la saison suivante (CATIE, 1990).

Cultures associées

Dans les régions tropicales et subtropicales, le maïs est souvent cultivé en association avec d'autres cultures comme le haricot, le manioc, la canne à sucre, la pomme de terre, la fève et le niébé. Les agriculteurs associent le maïs à d'autres cultures pour minimiser les risques (risques climatiques surtout). L'association du maïs avec une autre culture sur le même champ peut avoir un effet sur les populations d'insectes du maïs, sur les populations d'insectes de l'autre culture, sur les populations d'insectes des deux cultures, ou n'avoir aucun effet du tout. Risch, Andrew et Altieri (1983) résumèrent les résultats de 150 publications relatives à l'effet de la diversification des agro-écosystèmes sur l'abondance des insectes ravageurs. Ils conclurent que la diversification des plantes des habitats agricoles diminuait souvent les populations de ravageurs. Les explications possibles de ce phénomène, qui doivent être validées pour le cas de l'association maïs-autre culture, sont les suivantes: (i) l'augmentation du nombre d'ennemis naturels dans les systèmes diversifiés entraîne un meilleur contrôle des ravageurs; et (ii) les associations de plantes d'espèces différentes peuvent avoir des effets directs sur la capacité de l'herbivore à trouver et à utiliser sa plante hôte (Root, 1973).

Rotation des cultures

Le fait de cultiver la même espèce année après année, saison après saison, comme cela est le cas sous les tropiques, favorise l'augmentation des populations d'insectes jusqu'à des niveaux très dommageables. Pour éviter que cela ne se produise, on conseille aux agriculteurs de pratiquer la rotation des cultures. Cette pratique culturale ne réussit que si la rotation fait alterner des cultures sensibles et des cultures non sensibles. Ceci peut être atteint en introduisant dans la rotation des cultures appartenant à des familles aussi éloignées que possible sur le plan taxonomique (Andrews et Howell, 1989).

Densité des plantes

On peut planter le maïs à des densités plus élevées que la normale et supprimer, au stade plantules, les plantes qui présentent des dégâts d'insectes. Cette pratique peut aider à réduire les dégâts occasionnés par plusieurs espèces d'insectes, dont la noctuelle américaine du maïs, les foreurs des tiges de maïs, les mouches des pousses, le ver blanc et le ver fil de fer. On ne doit avoir recours à cette pratique que si le coût des semences supplémentaires est inférieur au coût de l'application de l'insecticide nécessaire au contrôle de l'insecte ravageur.

Fertilité du sol

La littérature concernant les effets de la fertilité du sol sur les insectes ravageurs est contradictoire. L'augmentation de la fertilisation entraîne l'accroissement du taux de multiplication de quelques espèces comme le thrips du cacao (Fennah, 1995), la mineuse des feuilles de chrysanthème (Woltz et Kelsheiner, 1959). D'autre part, des diminutions du niveau de potasse sont responsables d'une augmentation de la fécondité des pucerons *Brevicorine brassicae* et *Myzus persicae* du choux de Bruxelles (Van Emden, 1966).

Gestion de l'eau

Dans certain cas, une irrigation complémentaire peut être utile pour contrôler ou réduire les dégâts causés par certains insectes ravageurs. On peut citer plusieurs cas de l'effet

bénéfique de l'irrigation chez le maïs. Des maïs bien irrigués récupérent plus rapidement des attaques de la noctuelle américaine du maïs que les plantes soufrant de stress hydriques (Van Huis, 1981). Les dégâts des thrips *Frankliniella* spp. sur le maïs peuvent être diminués avec une irrigation complémentaire qui aide les plantes à récupérer la perte de sève due à la succion et aux blessures des thrips. La larve d'un foreur des tiges de maïs est très sensible à l'inondation et aux irrigations fortes qui entraînent sa mort.

Contrôle mécanique

Il fait intervenir l'utilisation de barrières physiques, de collectes et de destructions manuelles d'insectes ravageurs, de piéges, etc. En général ces méthodes de contrôle des insectes conviennent spécialement aux cultures fruitières et maraîchères; toutefois elles sont peu efficaces sur le maïs. Dans le passé, l'utilisation de barrières physiques pour empêcher la migration de la punaise *Blissus leucopterus* des champs de céréales à petits grains vers les champs de maïs fut une exception (Swenk et Tate, 1940).

Contrôle physique

On peut utiliser le changement des conditions environnementales de vie des insectes tel que le changement de la température et/ou de l'humidité de leur environnement ou le changement du produit agricole qui leur sert normalement de nourriture, pour contrôler les insectes. Chez le maïs, le séchage des grains à une humidité inférieure à 12 pour cent empêche le développement des insectes de stockage. De plus, le séchage des grains au soleil augmente leur température jusqu'à un niveau mortel pour les insectes qui se nourrissent à l'intérieur de ceux-ci. L'utilisation de dessiccants et d'abrasifs, comme la cendre, peut aider à contrôler les insectes des grains stockés.

Contrôle légal

Le meilleur aspect du contrôle légal est la formulation et la mise en place de quarantaines. Le principal objet des quarantaines est de réglementer les échanges de produits agricoles dans le but d'empêcher l'introduction d'un ravageur dans un pays ou une région où il n'existe pas encore. On peut trouver beaucoup d'exemples de quarantaines dans la littérature.

Un autre aspect important du contrôle légal est la réglementation des pratiques phytosanitaires, telles que l'établissement de dates limites pour les semis et pour la destruction des résidus de cultures. On a mis en place avec succés ces dates limites dans plusieurs régions productrices de coton. Le contrôle de la qualité des pesticides utilisés pour le contrôle des insectes est un autre aspect important du contrôle légal.

Contrôle autocide

Il fait intervenir des stratégies qui amènent le ravageur à contribuer à la réduction de sa propre population. L'exemple le plus connu est celui de la lucilie bouchére *Cochliomyia hominivorax* (Coq.) qui s'appuie sur «la technique de l'insecte stérile». Le principe de cette technique est l'introduction d'un grand nombre de mâles stériles dans un écosystème donné. Si les mâles stériles sont sexuellement compétitifs vis-à-vis des mâles normaux et s'accouplent avec des femelles normales, celles-ci produiront alors des œufs stériles. Si le nombre d'accouplements avec des individus mâles stériles est supérieur à celui des accouplements avec des individus normaux, la population sera réduite à chaque génération, théoriquement jusqu'à sa disparition (Knipling, 1959). On peut réaliser la stérilisation à l'aide de moyens chimiques, par radiation ou par hybridation.

On a conduit des recherches pour appliquer la technique de la stérilité mâle à un grand nombre d'insectes ravageurs comprenant des espéces de plusieurs familles de Coléoptères, de Diptères, de Lépidoptéres et d'Hémiptères.

On a tenté de développer des techniques de stérilité mâle pour cinq espèces qui attaquent le maïs: *Sitophilus granarius* (L.), *Heliothis zea* (Boddie), *Trichoplusia ni* (Hubner), *Spodoptera litoralis* (Boisduval) et *Sitotroga cerealella* (Oliver).

Il existe deux exemples importants de succès dans l'application de la technique de la stérilité mâle pour le contrôle des insectes. Un de ces exemples est le contrôle de la mouche la lucilie bouchère *Cochliomyia hominivorax* (Coq.) que nous avons déjà mentionnée et l'autre exemple est le cas de la mouche méditerranéenne du fruit *Ceratitis capitata* (Wied). Dans les deux cas, le but n'était pas seulement de contrôler mais plutôt d'éradiquer les insectes. Les étapes suivies pour l'application de cette technique furent les suivantes: (i) élevage des insectes en grande quantité en laboratoire; (ii) stérilisation des insectes en utilisant une des trois méthodes de stérilisation; et (iii) lâché des insectes stériles aux champs. Dans le cas de la la lucilie bouchère, on a réussi à éradiquer le ravageur des états du sud des Etats-Unis et à diminuer considérablement les populations fertiles du nord du Mexique. La mouche méditerranéenne du fruit a été éradiquée du Mexique et d'une bande de terre de 30 km au sud de la frontière entre le Mexique et le Guatemala. L'éradication est prévue pour toute l'Amérique centrale (Comisión Muscamed, 1985). Même si la méthode s'est montrée très efficace dans les deux cas mentionnés, il n'est pas facile de l'appliquer au contrôle de beaucoup d'autres insectes parce que: (i) il est très coûteux d'élever, de stériliser et de relâcher le grand nombre d'insectes nécessaire; (ii) la technique ne marchera pas pour un insecte avec un potentiel biotique important; (iii) il existe un danger de réapparition du ravageur à un niveau plus élevé si l'éradication n'est pas complète et si les ennemis naturels ont disparu parce qu'il n'existait plus assez de nourriture disponible pour eux à une certaine période; et (iv) il existe le danger de créer en laboratoire une souche de l'insecte stérile qui ne puisse pas rivaliser avec la population naturelle.

Contrôle chimique

Les insecticides représentent un outil de contrôle des insectes ravageurs très puissant, mais leur utilisation sans discernement peut entraîner des pollutions et détériorations graves de l'environnement. L'utilisation imprudente de pesticides peut favoriser l'apparition d'insectes autres que ceux qu'ils sont supposés contrôler. A long terme, les insecticides peuvent devenir inefficaces en raison du développement de populations d'insectes résistants aux insecticides. Toutefois, les insecticides présentent beaucoup d'avantages et, utilisés avec prudence, ils peuvent permettre de sauver des culture qui sans eux seraient perdues.

Les insecticides présentent beaucoup d'avantages:

- Action rapide. Le temps qui s 'écoule entre l'application de l'insecticide et les effets visibles du produit chimique sur les insectes est très court.
- Diversité. Tous les ravageurs peuvent être contrôlés avec des insecticides. Pour chaque ravageur, il existe au moins un insecticide qui apporte un contrôle satisfaisant.
- Facilité d'emploi. Ils sont faciles à utiliser et, dans la plupart des cas, bon marché.
- Ils conviennent à tous les niveaux d'infestation. L'action de l'insecticide est indépendante du niveau de la population d'insectes.
- Effet longue durée. Ceci peut être un avantage et, dans certains cas, un inconvénient.
- Sélectivité. Certains insecticides détruisent les insectes ravageurs mais épargnent les insectes utiles.
- Large spectre. Certains insecticides permettent de contrôler plusieurs espèces d'insectes ravageurs en un seul traitement.

Dans les pays en développement tropicaux, il est très rare d'avoir recours aux insecticides pour contrôler des insectes qui attaquent la culture du maïs. Plusieurs raisons expliquent cette situation. L'une d'entre elles est la très

faible marge de profit de la culture, qui rend anti-économique l'utilisation des insecticides. En fait, dans de larges régions où le maïs est une culture de subsistance, les agriculteurs n'ont pas les moyens, faute de profit, de couvrir le coût de l'insecticide nécessaire pour le contrôle des ravageurs. Une autre raison est l'ignorance des agriculteurs du niveau de réduction du rendement de leur culture de maïs imputable aux dégâts causés par un insecte donné.

Dans les régions où les agriculteurs utilisent des technologies améliorées pour cultiver leur maïs, la marge de profit est suffisante pour supporter le coût du contrôle de l'insecte. Ils utilisent alors, la plupart du temps, des insecticides à large spectre présentant un risque potentiel pour les écosystèmes de ces régions, pour contrôler la noctuelle américaine du maïs, les foreurs des tiges, les chrysomèles du maïs, les mouches des pousses, les insectes du sol et les vecteurs de maladies.

On contrôle des insectes du sol avec des insecticides chlorés de synthèse tels que l'aldrin, la dieldrin, l'heptachlor et le toxaphène, et avec des composés organophosphorés tels que le diazinon.

Pour le contrôle des foreurs des tiges, on recommande le chlorfenvinfos, le pirimifosmetil, le fenitrotion, le fosfolan, l'endosulfan et le carbofuran.

Pour les insectes suceurs, tels que les pucerons et les cicadelles, on recommande des insecticides systémiques tels que le formotion, l'oxidematonmetil et le fosfolan ou des insectieides organophosphorés tels que le malathion et le fention. L'utilisation d'insecticides à base de pyrèthre, tels que le permethrin, le cipermetrine et le fenvalerate, devient de plus en plus populaire (King et Saunders, 1984).

Un certain nombre de concepts de base doivent être pris en considération pour: (i) bénéficier des avantages évidents et des qualités des insecticides pour le contrôle des insectes; (ii) se prémunir ou minimiser leurs effets négatifs sur les écosystèmes; et (iii) incorporer leur utilisation dans un système intégré de gestion des ravageurs. Ces concepts recouvrent: la caractérisation des ravageurs, la détermination de la relation ravageur-dégâts sur la plante hôte et l'utilisation d'insecticides sélectifs.

Caractérisation des ravageurs

Avant de tenter de contrôler un insecte, il est nécessaire de s'assurer qu'il cause réellement un niveau de dégâts justifiant une quelconque mesure de contrôle. Cinq groupes d'insectes sont décrits ci-dessous. L'identification d'une population d'insectes présente dans un champ avec un de ces groupes est une étape importante vers l'application d'une vraie gestion intégrée des ravageurs.

Ravageurs majeurs

Ce sont les organismes qui causent des réductions significatives du rendement chaque saison à moins que quelque action de contrôle intégré ne soit conduite. Seuls quelques insectes parmi les centaines que l'on peut trouver dans une culture de maïs peuvent être considérés comme des ravageurs majeurs (voir chapitre «Insectes du maïs»).

Ravageurs occasionnels

Ce sont les espèces d'insectes dont les populations augmentent soudainement de temps en temps jusqu'à provoquer des niveaux de dégâts significatifs mais qui, normalement, ne causent pas beaucoup de dommages. Ces augmentations soudaines sont souvent dues à une mauvaise gestion de la culture, à des fluctuations climatiques ou à la destruction d'ennemis naturels.

Ravageurs potentiels

Les espèces d'insectes appartenant à ce groupe ne causent pas de dégâts économiques importants dans un cadre donné de pratiques culturales, mais ils peuvent devenir des

ravageurs majeurs si les pratiques culturales sont modifiées.

Ravageurs migrateurs

Ce sont des insectes extrêmement mobiles, tels que les noctuelles et les sauterelles qui infestent périodiquement une culture pour de courtes durées. Ils n'infligent normalement pas de dégâts sévères aux cultures.

Insectes non ravageurs

A ce groupe appartiennent les milliers d'espèces d'insectes qui n'ont pas le potentiel à devenir nuisibles à une culture. Elles font partie de l'écosystème et sont, dans la plupart des cas, utiles pour la pollinisation des cultures, le contrôle des ravageurs, le recyclage des éléments nutritifs, etc.

Détermination de la relation ravageur-dégâts sur la plante hôte

La détermination des relations ravageur-dégâts sur la plante hôte requiert, pour chaque insecte, une attention particulière aux trois paramètres suivants: la position d'équilibre, le niveau de dégât économique et le seuil économique.

Position d'équilibre

Les densités de populations de tous les insectes fluctuent à l'intérieur de certaines limites; elles demeurent assez stables sur une longue période et restent proches d'un niveau moyen appelé niveau d'équilibre. Cette position d'équilibre est spécifique à un insecte dans un environnement donné. Elle est conditionnée par les contraintes exercées par les caractéristiques physiques de l'environnement et par d'autres contraintes, telles que la prédation, le parasitisme et la compétition intra-spécifique pour la nourriture et l'abri.

Niveau de dégât économique

Ce terme est employé pour déterminer le niveau de population d'insectes ravageurs à partir duquel la valeur des dommages produits par les insectes est supérieure au coût du contrôle et par conséquent le niveau à partir duquel il est économiquement justifié d'engager des mesures de contrôle.

Seuil économique

Si les agriculteurs laissent la population d'insectes ravageurs atteindre le niveau de dégât économique, chaque jour de retard dans le contrôle du ravageur entraîne une perte économique. Pour empêcher ceci et pour guider les agriculteurs et les techniciens de défense des cultures, on a développé le concept de seuil économique pour indiquer à quel moment doivent commencer les mesures de contrôle pour empêcher la population d'insectes d'atteindre le niveau de dégât économique (Stern, 1973).

La détermination du niveau de dégât économique (NDE) et de seuil économique (SE) n'est pas une tâche simple. Elle dépend de beaucoup de facteurs, à la fois biotiques et abiotiques, qui doivent être contrôlés et évalués correctement avant qu'un chiffre (nombre d'insectes par plante, par feuille, par fruit) ne puisse être attribué au NDE et au SE pour une relation particulière culture-insecte. Des valeurs de NDE et SE ont été ainsi attribuées à plusieurs espèces annuelles, semi-annuelles et pérennes, telles que la luzerne, le pommier, le tabac, le coton, les agrumes et le poirier (Flint et Van den Bosch, 1981). On a fait quelques tentatives pour appliquer ces concepts au maïs tropical (Morallo-Rejesus, 1985); les résultats sont encore trop empiriques pour être de quelque utilité.

Utilisation d'insecticides sélectifs

Le développement d'insecticides sélectifs ou même d'insecticides spécifiques est certainement une des priorités pour le futur de la gestion intégrée des ravageurs. On a besoin d'insecticides spécifiques pour le contrôle de groupes tels que les locustes, les larves des Lépidoptères, les charançons et les punaises.

Les effets toxiques de ces produits devraient être suffisamment spécifiques pour rendre leur développement et leur exploitation commerciale possibles. Très peu de produits répondant à ces critères sont actuellement disponibles et, dans un avenir prévisible, cette situation demeurera inchangée. Par conséquent, la sélectivité doit être recherchée dans la façon d'utiliser les produits aujourd'hui disponibles. La modification des dosages, des formulations, du moment d'application, du placement des produits et d'autres techniques peuvent être utilisées pour augmenter la sélectivité des pesticides chimiques (Barlett, 1964).

COMBINAISON DES MÉTHODES DE CONTRÔLE EN UN SYSTEME DE GIR

Les exemples de gestion intégrée des ravageurs (GIR) sont rares chez la culture du maïs. Tzeng et Wu (1990) rapportèrent que le meilleur contrôle du foreur asiatique du maïs *O. furnacalis* était obtenu, chez le maïs doux, en associant des méthodes de contrôle incluant un contrôle biologique (lâchage de *Trichogramma ostriniaea*), un contrôle microbiologique (pulvérisation de *B. thuringiensis* à la sortie des soies), un contrôle chimique (pulvérisation d'insecticide au stade précoce du verticille) et un contrôle cultural (castration de deux lignes de plantes sur trois). Morallo-Rejesus et Javier (1985) trouvèrent que sur l'île de Mindanao, les pratiques culturales (castration de trois lignes de maïs sur quatre à l'anthèse) combinées avec un contrôle chimique (un traitement insecticide des lignes avec la panicule intacte) réduisaient les dégâts du foreur *O. furnacalis* et augmentaient le rendement du maïs. Toutefois, ces auteurs ne fournirent aucune information sur les valeurs réelles de chacune des composantes du système de GIR appliqué pour le contrôle des foreurs.

BIBLIOGRAPHIE

All, J.N., Stancil, J.D., Johnson, T.B. & Gouger, R. 1994. A Genetically-modified *Bacillus thuringiensis* product effective for control of the fall armyworm (Lepidoptera, Noctuidae) on corn. *Fl. Entomol.*, 77(4): 437-440.

Andrews, L.K. & Howell, H.N., Jr. 1989. Utilización de controles culturales. *In* L.K. Andrews & J.R. Quezada, eds. *Manejo integrado de plagas insectiles en la agricultura estado actual y futuro*, p. 243-253. El Zamorano, Honduras, CA. 623 pp.

Bartlett, B.R. 1964. Integration of chemical and biological control. *In* P. de Back, ed. *Biological control of insect pests and weeds*, p. 489-511. London, Chapman and Hall.

Brunson, A.M. & Painter, R.H. 1938. Differential feeding of grasshoppers on corn and sorghums. *J. Am. Soc. Agron.*, 30: 334-346.

Bustillo, A.E. 1976. Patogenicidad del nematodo *Neoaplectana carpocapzae* en larvas, prepupas y pupas de *Oxidia trychiata*. *Rev. Colombiana Ent.*, 2(4): 139-144.

Cameroon, P.J., Walker, G.P. & Herman, T.J.B. 1995. Development of resistance to Fenvalerate in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in New Zealand. *New Zealand J. Crop Hort. Sci.*, 23(4): 429-436.

Carson, R. 1962. *Silent spring*. Greenwich, CT, USA, Fawcett Books. 304 pp.

Cartier, J.J., Isaak, A., Painter, R.H. & Sorenson, E.L. 1965. Biotypes of peas aphid *Acyrthosyphon pisum* (Harris) in relation to alfalfa clones. *Can. Entomol.*, 97: 754-760.

CATIE. 1990. *Proyecto regional manejo integrado de plagas. Guía para el manejo de plagas del cultivo de maíz.* Informe Técnico 152. 88 pp.

Comisión Moscamed. 1985. *Situación actual y proyección 1985*. Guatemala City, Comisión Mixta Mexico-Guatemala-Estados Unidos para la Prevención y el Control de la Mosca de la Fruta del Mediterráneo. 36 pp.

Cujar, M.A. & Alcaraz, H. 1973. The nuclear polyedrosis *virus; Trichoplusia ni* (Hubner), used to determine its effectiveness as a biological control in cotton. *Fitotec. Latinoam.*, 9: 28-35.

David, W.A.L. 1975. The status of the virus pathogenic for insects and mites. *Ann. Rev. Entomol.*, 20: 97-117.

Everton, E.H. & Gallum, R.L. 1980. Breeding approaches in wheat. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects*, p. 513-538. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons. 683 pp.

FAO. 1967. *Informe de la Primera Reunión de Expertos de la FAO en Lucha Integrada Contra las Plagas*, Sep. 1967, Roma, Italia.

Felkel, G. 1990. Status of rearing, releasing and establishment of *Trichogramma evanescens* West. for control of Asian corn borer *Ostrinia furnacalis* Guence in the Philippines. In *Integrated Pest Management in Tropical and Subtropical Cropping Systems '89*, Bob Durkheim, Germany, 8-15 Feb. 1989, p. 625-637. Frankfurt, Germany, Deutsche Landwirtschafts-Gesellschaft 2.

Fennah, R.G. 1995. The epidemiology of cacao thrips on cacao in Trinidad. *Rep. Cacao Res. ICTA 1995*, 4: 7-26.

Fennell, J.L. 1946. Maize resistant to rootworm. *Bol. Agron. Brazil.*, 10: 156-157.

Flint, W.P., Dungan, G.H. & Bigger, J.H. 1934. *Fighting the chinch bug on Illinois farms*. Ill. Agric. Exp. Sta. Cir. 419. 16 pp.

Flint, M.L. & Van den Bosch, R. 1981. *Introduction to integrated pest management*. New York, NY, USA, Plenum Press. 240 pp.

Glass, E.H. 1975. *Integrated pest management. Rationale, potential, needs and implementation*. Entomol. Sec. Amer. Spec. Publ. 75-2. 141 pp.

Guedes, R.N.C., Lima, J.O.G., Santos, J.P. & Cruz, C.D. 1995. Resistance to DDT and pyrethroids in Brazilian populations of *Sitophilus zeamais* Motsch (Coleoptera:Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.*, 31(2): 145-150.

Heimpel, A.M. 1967. A critical review of *Bacillus thuringiensis*. Berliner and other crystalliferous bacteria. *Ann. Rev. Entomol.*, 12: 287-316.

Howell, H.N., Jr. 1980. Asociación de algunas plagas mayores y malezas comunes en Honduras, C.A. *Folia Entomol. Mex.*, 43: 67-68.

Huber, L.L. & Stringfield, G.H. 1940. Strain susceptibility to the European corn-borer and the corn leaf aphid in maize. *Science*, 92: 172.

ICA. 1975. *Guía para el control de Plagas*. Programa de Entomología. Manual de Asistencia Técnica 1.3a. Bogotá, Instituto Colombiano Agropecuario. 174 pp.

Johnson, T.B., Turpin, F.T., Schreiber, M.M. & Griffith, D.R. 1984. Effects of crop rotation, tillage and weed management systems on black cutworm (Lepidoptera:Noctuidae) infestations in corn. *J. Econ. Entomol.*, 77(4): 919-921.

King, A.B.S. & Saunders, J.L. 1984. *Las plagas invertebrados de cultivos anuales alimenticios en america central*. London, Overseas Development Administration. 182 pp.

Knipling, E.F. 1959. Sterile-made method of population control. *Science*, 130: 902-904.

Kosta, S.J. 1990. The design and execution of successive field releases of genetically engineered microorganisms. *In* D.R. Mackenzie & S.C. Henry, eds. *Biological Monitoring of Genetically Engineered Plants and Microbes. Proc. Kiawah*

Island Conf., SC, USA, 27-30 Nov., p. 167-176. Bethesda, MD, USA, Agricultural Research Institute.

Landazábal, J., Fernández, F. & Figueroa, A. 1973. Control biológico de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) con el nematodo *Neoaplectana carpocapsae* en maiz. *Acta Agron.*, 23(3-4): 41-70.

Liu, Z.Z., Cui, Y.Y., Wan, B.Y., Wang, C.L., Cui, D.J., Lu, H. & Wang, G.X. 1990. An evaluation of the efficacy of large scale release of *Trichogramma dendrolini* against Asian corn borer in Yushu County. *Chinese J. Bio. Cont.*, 6(4): 148-150.

Luck, R.F., Van den Bosch, R. & García, R. 1977. Chemical insect control, a troubled pest management strategy. *Bio. Sci.*, 27: 606-611.

Mackenzie, D.R. 1980. The Problem of variable pests. *In* F.G. Maxwell & P.R. Jennings, eds. *Breeding plants resistant to insects*, p. 183-214. New York, NY, USA, J. Wiley & Sons. 683 pp.

Marston, A.R. & Mahoney, C.H. 1933. Progress report on breeding sweet corn for corn borer resistance. *Am. Soc. Hort. Sci. Proc.*, 29: 472-476.

McColloch, J.W. 1921. The corn leaf aphis, *Aphis maidis* Fitch in Kansas. *J. Econ. Entomol.*, 14: 89-94.

Morallo-Rejesus, B. 1985. Research advances and needs in the control of Asiatic corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenée), in the Philippines. *Philipp. Entomol.*, 6(4): 406-426.

Morallo-Rejesús, B. & Javier, P.A. 1985. Detasseling technique for the control of corn borer *Ostrinia furnacalis* Guence. *Philipp. Entomol.*, 6(3): 287-306.

Nickle, W.R. & Grijpma, P. 1974. Studies of the shootborer *Hypsipyla grandella* xxv. Hexamermis albicans, a parasite of the larva. *Turrialba*, 24(2): 222-226.

Painter, R.H. 1930. The biological strains of Hessian fly. *J. Econ. Entomol.*, 23: 322-329.

Painter, R.H. 1951. *Insect resistance in crop plants.* New York, NY, USA, Macmillan. 520 pp.

Pesho, G.R., Lieberman, F.V. & Lehman, W.F. 1960. A biotype of the spotted alfalfa aphid on alfalfa. *J. Econ. Entomol.*, 68: 339-340.

Poole, C.F. 1938. Inbreeding and earworm resistance in sweet corn. *Am. Soc. Hort. Sci. Proc.*, 35: 575.

Prado, H.A. 1993. *Susceptibilidad del gusano cogollero, Spodoptera frugiperda (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) a diferentes cepas de Bacillus thuringiensis var. Kurstaki and Bacillus thuringiensis var. Aizawai.* Chapingo Edo. de México, México, Univ. Autónoma Chapingo, Dep. de Parasitología Agrícola. 61 pp.

Reddy, M.V., Cogle, A.L., Balashouri, P., Kumar, U.P.K., Rao, K.P.C. & Jangawad, L.S. 1994. Soil management and termite damage to maize (*Zea mays* L.) in a semiarid and tropical Alfisol. *Int. J. Pest Manag.*, 40(2): 170-172.

Risch, S.J., Andrew, D. & Altieri, M.A. 1983. Agroecosystem diversity and pest control: data, tentative conclusions and new research directions. *Env. Entomol.*, 12: 625-629.

Roberts, D.W. 1973. Means of insect regulation. Fungi Annals. *New York Aca. Sci.*, 217: 76-84.

Roberts, D.W. & Yendol, G. 1971. Use of fungi for microbial control of insects. *In* H.D. Burges & N.W. Husseys, eds. *Microbial control of insects and mites*, p. 125-149. New York, NY, USA, Academic Press.

Root, R.B. 1973. Organization of a plant arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecol. Monogr.*, 43: 94-125.

Shenk, M.D. & Saunders, J.L. 1981. *Insect population responses to vegetation management systems in tropical maize*

production. Turrialba, Costa Rica, CATIE mimeo. 15 pp.

Shenk, M.D. & Saunders, J.L. 1984. Vegetation management systems and insect responses in the humid tropics of Costa Rica. *Trop. Pest Manag.*, 30(2): 186-193.

Siegfried, B.D., Marcon, P.C.R.G., Witkowski, J.F., Wright, R.J. & Warren, G.W. 1995. Susceptibility of field populations of the European Corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Hubner) (Lepidoptera, Pyralidae), to *Bacillus thuringiensis* (Besliner). *J. Agric. Entomol.*, 12(4): 267-273.

Stern, V.M. 1973. Economic thresholds. *Ann. Rev. Entomol.*, 18: 259-280.

Swenk, M.H. & Tate, H.D. 1940. *Control of the chich bug in Nebraska.* Nebr. Agric. Exp. Sta. Cir. 61. 19 pp.

Tingey, W.M., Leigh, T.F. & Hyes, A.H. 1975. *Lygus herpesus*: growth, survival and egg laying resistance of cotton genotypes. *J. Econ. Entomol.*, 68: 28-30.

Tomasino, S.F., Leister, R.T., Dimock, M.B., Beach, R.M. & Kelly, J.L. 1995. Field performance of Clavibacter XYLI Subsp Cynodontis expressing the insecticidal protein gene CRY1A(C) of *Bacillus thuringiensis* against European corn borer in field corn. *Bio. Cont.*, 5(3): 442-448.

Tzeng, C.T. & Wu, Y.Z. 1990. The integrated control of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* (Guenee) on sweet corn. *Plant Prot. Bull.*, (Taipei) 32(3): 177-182.

Van den Bosch, R. & Messenger, P.S. 1973. *Biological control.* New York, NY, USA, Intext. 180 pp.

Van Emden, H.F. 1966. Studies on the relation of insects and host plant. III. A comparison of the reproduction of *Brevicorine brassicae* (L) and *Myzus persicae* (Sulz) (Hemiptera Aphididae) on Brussels sprout plants supplied with different rates of nitrogen and potassium. *Entomol. Exp. Appl.*, 9: 444-460.

Van Emden, H.F. 1969. Plant resistance to *Myzus persicae* induced by a plant regulator and measured by aphid relative growth rate. *Entomol. Exp. Appl.*, 12: 125-131.

Van Huis, A. 1981. *Integrated pest management in the small farmer's maize crop in Nicaragua*, p. 81-6. Wageningen, Netherlands, Mededelingen Landbouwhogesch. 221 pp.

von der Heyde, J. 1991. Four years experience with Trichocap in trial and practice. *Zeitschrift für PflanzenkranKheiten and Pflanzenschutz*, 98(5): 453-456.

Woltz, S.S. & Kelsheiner, E.G. 1959. Effect of variation in nitrogen nutrition of chrysanthemums on attack by serpentine leaf miner. *Proc. Fl. St. Hort. Soc.*, 71: 404-406.

Yen, F.C. 1988. Studies on the integrated control of key insect pests of supersweet corn. *Res. Bull. Tainan District Agric. Improv. Sta. 22*, p. 25-37.

Youm, O., Gilstrap, F.E. & Browning, H.W. 1990. Parasitism of stemborers (Lepidoptera: Pyralidae) associated with corn and sorghum in the Lower Rio Grande Valley of Texas. *J. Econ. Entomol.*, 83(1): 84-88.

Contrôle après-récolte

G. Granados

Une large proportion des producteurs de maïs des pays en développement doivent consacrer leur temps et leurs efforts à préserver les grains qu'ils utilisent comme nourriture de base et la semence des variétés en pollinisation libre qu'ils sèment année après année. Ce chapitre présente les étapes et les procédures que les agriculteurs doivent suivre depuis la récolte jusqu'au moment où les grains de maïs sont consommés ou vendus. Les opérations à mener par les agriculteurs pour préserver la viabilité et la vigueur des semences, de la récolte au semis, sont traitées dans le chapitre «Production des semences».

La durée de stockage chez les agriculteurs varie normalement d'une saison à un ou deux ans, selon les quantités produites pour satisfaire leurs besoins alimentaires pour les années à venir. Pour préserver leurs récoltes et s'assurer des disponibilités en maïs suffisantes pour couvrir leurs besoins, les agriculteurs réalisent traditionnellement et en suivant leurs propres méthodes plusieurs des opérations recommandées pour le contrôle après-récolte. Ces opérations sont: le séchage, le triage, l'égrenage, le traitement et le stockage.

Dans les prochaines sections, nous verrons comment les agriculteurs réalisent ces activités, nous étudierons quelles sont les limitations des méthodes qu'ils utilisent et nous verrons comment ils pourraient facilement améliorer ces méthodes.

RÉCOLTE

La récolte peut commencer dès que les grains de maïs atteignent leur maturité physiologique, qui peut être reconnue grâce à la présence du point noir. C'est à ce stade que la qualité du grain est à son maximum, mais elle aura tendance à diminuer par la suite, à une vitesse qui dépendra des manipulations qu'il subira. Toutefois, la culture est très rarement récoltée à maturité physiologique car l'humidité du grain est alors très élevée (30 à 35 pour cent) et le coût de séchage pour amener cette humidité à 10-12 pour cent, pour un stockage sans risque, serait très onéreux. Aussi la récolte est-elle généralement retardée jusqu'à ce que l'humidité du grain soit descendue à 20 ou 25 pour cent. Si l'on doit récolter les épis directement aux champs, l'humidité du grain doit être inférieure à 20 pour cent pour éviter tout dommage mécanique.

Plus la récolte est retardée, plus le grain perd d'humidité. Ceci permet d'économiser des ressources qui seraient autrement dépensées à sécher le grain jusqu'à un niveau hors risque. Toutefois, plus le maïs reste aux champs, plus la probabilité d'infestation aux champs par les insectes de stockage, de dégâts d'oiseaux, de pourriture d'épis et de verse importante due à la pourriture des tiges est grande. Tous ces facteurs aboutiront à des pertes de rendement et à une réduction de la qualité des grains. Aussi les agriculteurs doivent-ils récolter dès que l'humidité du grain est inférieure à 20 ou 25 pour cent. Malheureusement, ils retardent invariablement la récolte et utilisent souvent leur champ pour le stockage de la culture.

SÉCHAGE

Le grain est normalement récolté avec une humidité de 20 à 25 pour cent, ce qui est encore trop élevé pour assurer un stockage sans risque. Il peut alors être séché naturellement (au soleil)

ou artificiellement pour amener son humidité à un niveau sans risque pour le stockage. Quelle que soit la méthode de séchage, il est important de savoir quand l'arrêter. La connaissance des relations entre l'humidité, le comportement de la semence de maïs et les différents facteurs de stress peut aider à prendre la décision appropriée. Cette information est résumée dans le tableau 37.

Lorsque l'humidité du grain est entre 45 et 60 pour cent, le processus de germination peut démarrer. En dessous de 45 pour cent et jusqu'à 18 ou 20 pour cent, la respiration du grain et des micro-organismes est extrêmement élevée. L'échauffement peut se produire dans des situations où l'aération est réduite ou inexistante. L'échauffement peut atteindre des températures assez élevées pour tuer le germe.

Lorsque l'humidité du grain est entre 14 et 20 pour cent, le développement des moisissures peut se produire. L'infestation est plus importante chez les grains fêlés et endommagés (Christensen et Kaufmann, 1969). Les insectes de stockage ne se développent et ne se reproduisent pas ou peu dans des grains dont l'humidité est inférieure à 10 pour cent.

Les humidités des grains et des semences doivent être, dans un cas comme dans l'autre, réduites à des niveaux permettant un stockage sans risque. Les agriculteurs peuvent réaliser cette opération sur leur propre ferme en utilisant un procédé de séchage rustique (traditionnel) plus ou moins économique; ils peuvent aussi l'effectuer en utilisant des séchoirs mécaniques plus onéreux mais qui permettent l'obtention de produits de meilleure qualité.

TABLEAU 37

Effet de l'humidité du grain sur la physiologie de la semence et sur la présence de facteurs de stress

Humidité de la semence (%)	Comportement de la semence et présence de facteurs de stress
>45-60	La semence germe
>18-20	Des échauffements peuvent se produire
>14-20	Les moisissures se développent sur et à l'intérieur de la semence
<9-8	Les insectes sont peu ou pas actifs
<8-4	Le stockage hermétique est sans risque

Méthodes traditionnelles

Si les agriculteurs récoltent trop tôt, leurs épis de maïs arrivent des champs avec des grains très humides. L'humidité des spathes et des rafles est supérieure à celles des grains. S'ils disposent les épis dans des conteneurs clos juste après la récolte, les moisissures se développeront et conduiront à des pertes très importantes. Pour empêcher que ceci ne se produise, ils placent les épis de maïs qui viennent d'être récoltés dans des cribs qui serviront à la fois pour le stockage et le séchage du maïs.

Beaucoup d'agriculteurs laissent la culture sécher aux champs, parce qu'ils n'ont pas la possibilité ou le temps de s'occuper du séchage, soit au soleil soit par d'autres moyens.

Quelques-uns d'entre eux coupent la partie supérieure de la plante au-dessus de l'épi pour accélérer le séchage et utiliser cette partie de la plante pour nourrir leurs bovins. Cette pratique rend les épis plus vulnérables aux dégâts d'oiseaux.

Certains agriculteurs, qui laissent leur culture non récoltée dans les champs, plient la plante en dessous de l'épi au stade de la maturité physiologique dans le but d'empêcher la verse. Cette pratique aide aussi à réduire les dégâts d'oiseaux mais elle prend du temps, elle est coûteuse et peut retarder le séchage de la culture.

Lorsque les agriculteurs ont plus de ressources ou, lorsqu'ils ont besoin de sécher les grains de maïs plus rapidement, ils étalent les épis à l'extérieur sur une aire en ciment et les retournent fréquemment pour les sécher au soleil. Ils peuvent aussi utiliser un des séchoirs rustiques qui ont été conçus pour sécher les grains avec un courant d'air chaud en utilisant

des carburants disponibles localement, tels que les rafles de maïs ou le bois.

TRIAGE

Si le grain doit être séché par des moyens mécaniques, le triage qui consiste à éliminer les épis de couleurs différentes, pourris, malades ou indésirables doit être fait avant que le grain ne soit séché. Si les épis sont séchés au soleil, le triage peut alors être fait pendant ou après le séchage.

EGRENAGE

L'égrenage est une opération délicate. Si elle n'est pas faite correctement, elle peut endommager la semence, blesser le germe ou fêler l'endosperme. Il devrait être fait lorsque l'humidité de la semence est entre 12 et 14. A des humidités plus élevées, le risque d'endommager les grains augmente. En cas d'utilisation d'égreneuse mécanique, la vitesse de rotation doit être réglée correctement (300 à 500 tpm) et le cylindre doit être recouvert de caoutchouc pour minimiser les dommages aux semences. La plupart de ces recommandations ne concernent pas l'égrenage à la main.

TRAITEMENT

Afin de le protéger contre les insectes de stockages et les champignons, les grains doivent être traités avec un insecticide (protecteur de grains). Les protecteurs de grains sont des insecticides qui, appliqués sur le grain, stoppent les infestations d'insectes. Ils ne sont pas destinés à contrôler des infestations sévères des grains au moment du traitement. On doit, dans un tel cas, avoir recours à la fumigation.

Seuls les insecticides autorisés pour cet usage doivent être utilisés comme protecteurs de grains. Ils doivent présenter les qualités suivantes: efficacité à une dose d'utilisation économique (efficacité contre une large gamme d'insectes ravageurs); sans danger d'emploi (ne doivent pas laisser de résidus dangereux); absence de toxicité pour les grains et les consommateurs des grains (ne doivent pas affecter la qualité, le goût ou l'odeur du grain); acceptation par le commerce international des grains (ne doivent pas être inflammables); et ne doivent pas être explosifs ou corrosifs).

Il existe beaucoup d'études sur l'efficacité d'un grand nombre d'insecticides pour le contrôle des insectes des grains en cours de stockage. Toutefois, seuls les produits suivants ont été autorisés et sont utilisés: le bioresmethrin, le bromophos, le carbaryl, le chlorphyrifos-methyl, le dichlorvos, le fenitrothion, le lindane, le malathion, le pirimiphos-methyl, le piperonil butoxide et les pyrethrines. Le tableau 38 résume les informations concernant les doses recommandées pour l'utilisation de ces insecticides comme protecteurs des grains.

La dose de traitement de ces protecteurs de grains dépend de l'utilisation e des grains (nourriture ou semence). Par exemple, pour le malathion utilisé pour la protection des semences, la dose est de 125 g de poudre à 1,0 pour cent pour 100 kg de semences de maïs. Dans le cas du traitement de grains pour la consommation directe, la dose doit être réduite de moitié par rapport à celle utilisée pour les semences (Lindbland et Druben, 1980).

Par ignorance ou par manque de moyens, beaucoup d'agriculteurs n'utilisent pas d'insecticides pour protéger leurs cultures en cours de stockage. Ils utilisent plutôt des protecteurs de grains traditionnels, tels que la cendre ou la chaux avec des résultats très incertains.

Il y a quelques années, des chercheurs ont entrepris des études pour déterminer la valeur des poudres de semences et/ou des huiles essentielles de plusieurs espèces végétales dont *Denmetia tripetela*, *Piper guineense*, *Azadirachta indica* (le neem) et *Lantana camara*, pour la protection des grains en cours de stockage (Okonkwo et Okoye, 1996;

TABLEAU 38

Doses recommandées et toxicités orales de quelques protecteurs de grains autorisés à la commercialisation

Protecteur de grains	DL 50[a] (*mg/kg de poids du corps d'un rat*)	Dose (*mg ma/kg grain*)	Remarques
Bioresmethrin	7 000 - 8 000	2-4	Coûteux
Bromophos	4 000	5-10	Faible contre *R. dominica*
Carbaryl	300 - 800	5-6	Mélange avec des insecticides organo-phosphorés autorisé pour un contrôle total
Chlorphyrifos-methyl	1 600 - 3 000	3-8	Meilleur que le malathion pour contrôler *S. cerealella*
Dichlorvos	2 000 - 3 000	10-20	La toxicité pour les insectes diminue rapidement à haute température
Fenitrothion	330 - 940	5-10	L'efficacité est augmentée en mélange avec le pyrethrum
Lindane	200 - 300	2-4	Est aussi utile pour le traitement des murs et des sacs de grains
Malathion	720 - 3 330	4-12	Utilisé depuis plus de 25 ans; sert encore de standard pour évaluer les autres insecticides
Pirimiphos-methyl	1 400 - 2 050	2-6	Efficace contre les souches résistantes au malathion
Pyrethrum	600 - 900	1,5-2,5[b]	Doit être utilisé avec le piperonyl butoxide comme synergique

[a] Comme élément de comparaison, la DL 50 (dose létale) d'un insecticide très toxique, l'éthyl parathion, est de 6-15 mg/kg
[b] Plus du pyperonyl butoxide à la dose de 1:5 à 1:10

Makanjuola, 1989; Buiyah et Quiniones, 1990). Ce domaine de recherche mériterait plus d'attention dans le futur.

STOCKAGE

Les agriculteurs, les négociants en grains et les producteurs de semences doivent trouver le moyen de conserver leurs produits de la saison de production à la saison d'utilisation. Les produits doivent être stockés dans des conditions contrôlées, favorables à la préservation de la qualité des grains. Le stockage n'améliore pas la qualité, il ralentit seulement sa détérioration. Par conséquent, si l'on stocke des grains de qualité médiocre, ils se détérioreront par la suite suivant la durée et les conditions de stockage.

La température et l'humidité relative sont les deux composantes environnementales qui agissent le plus sur la longévité des grains. Elles influencent aussi l'équilibre de l'humidité du grain. L'humidité relative et la température à l'intérieur de la salle de stockage doivent être telles que le point d'équilibre de l'humidité à l'intérieur du grain soit suffisamment bas pour assurer un stockage sans risque.

D'autre part, les agriculteurs qui n'ont pas les moyens de faire des constructions coûteuses mais qui doivent néanmoins conserver leurs semences et leurs grains souvent plus d'un an, ont mis au point des installations de stockage et des pratiques culturales qui les aident à maintenir les semences et les grains de maïs dans des conditions qui, au mieux, peuvent être considérées comme sous-optimales.

En raison des conditions climatiques des régions tropicales, le maïs ne sèche pas suffisamment aux champs pour pouvoir être

égrené immédiatement. Les agriculteurs n'ont parfois pas d'équipement pour égrener les épis dès la fin de la récolte. Aussi doivent-ils stocker le maïs en épis, avec ou sans les spathes, dans des installations de stockage rustiques. Les agriculteurs laissent ainsi sécher leurs productions jusqu'à ce qu'ils soient prêts à consommer ou vendre leurs grains. Ceci peut prendre jusqu'à six à huit mois, parfois plus.

Les installations rustiques de stockage sont faites en paille tressée, en torchis, en bambou ou en métal. Leur taille et leur forme dépendent grandement de l'imagination et de la dextérité de l'agriculteur, ainsi que du volume de grains qu'il a normalement à stocker. Ces installations de stockage sont pour la plupart inefficaces car elles n'isolent pas vraiment des humidités relatives et des températures élevées qui caractérisent normalement les climats tropicaux. A quelques exceptions près, la plupart des installations rustiques de stockage ne protègent pas des rongeurs, n'offre pas de barrière physique à l'infestation des grains par les insectes et ne facilite pas la fumigation des grains pour contrôler les insectes.

Beaucoup d'installations rustiques de stockage ont été conçues dans le but d'améliorer les installations des agriculteurs pour conserver les grains frais et secs et pour les protéger des rongeurs et des insectes (Lindbland et Druben, 1980). Les cribs varient selon leur taille, leur plan et les matériaux qui les constituent; toutefois, ils doivent répondre à quelques spécifications de base pour être à l'épreuve des rongeurs et pour protéger les épis de la pluie. Ils doivent aussi être construits de façon à laisser passer l'air entre les épis. La construction des cribs au-dessus du sol sur des poteaux pour supporter la structure rend l'accès des grains plus difficiles aux rats. Un toit imperméable en métal ou feuilles de palmiers protège le maïs de la pluie. Les parois des cribs (faites en bambou, piquets de bois ou branches d'arbres) doivent présenter des espaces suffisamment importants pour laisser passer l'air, mais suffisamment étroits pour empêcher les épis de maïs de tomber du crib. Afin d'assurer un séchage efficace, la largeur des cribs ne doit pas dépasser un mètre, sans quoi l'air ne pourra pas circuler au travers et le séchage sera alors lent, entraînant un échauffement et une attaque possible des moisissures. D'après Lindbland et Druben (1980), les agriculteurs peuvent assurer un stockage long et satisfaisant de leurs récoltes en utilisant des matériaux de construction disponibles localement et en suivant les quelques règles de base ci-dessous:

- Bien sécher le grain (12 à 13 pour cent) avant de le stocker.
- Nettoyer soigneusement les conteneurs ou les installations de stockage en enlevant les vieux grains, la poussière, la paille et les insectes avant d'y stocker les nouveaux grains.
- Conserver le grain frais, à l'abri des grandes variations de températures extérieures. Ceci peut être obtenu si l'installation de stockage est construite avec des matériaux qui isolent les grains des variations thermiques. La température des grains stockés sera plus basse si les greniers à grains sont placés ou construits à l'abri du soleil et s'ils sont peints en blanc.
- Utiliser des insecticides protecteurs de grains pour maintenir ceux-ci exempts d'insectes.
- Fabriquer les conteneurs ou les installations de stockage à l'épreuve des rongeurs. Ceci peut être obtenu en construisant les greniers à grains sur des plates-formes supportées par des poteaux sur lesquels on aura disposé des cônes métalliques inversés de façon à empêcher les rats de grimper.
- Rendre étanche les installations de stockage. Ceci peut être réalisé en sélectionnant des matériaux de construction qui ne s'imbibent pas en cas de fortes pluies et qui ne laissent pas passer l'eau. La mise en place des conteneurs sur les points hauts empêchera le grain de s'humidifier en cas d'inondation.

Bien qu'il soit préférable d'avoir un lieu de stockage bien conçu, étanche, avec contrôle de la température et de l'humidité, les

précautions énumérées ci-dessus aideront à réduire la détérioration des grains.

L'infestation par les insectes peut se développer dans les grains après un certain temps de stockage, aussi bien dans les installations rustiques que dans les entrepôts commerciaux. Ces infestations peuvent se produire pour les raisons suivantes: (i) stockage de grains déjà infestés aux champs; (ii) séchage insuffisant des semences; (iii) traitement impropre avec le protecteur de semences; (iv) effet résiduel du protecteur des semences insuffisant; et (v) conditions de stockage favorisant l'infestation par les insectes (ce qui est commun dans les greniers rustiques).

Il est recommandé d'inspecter les grains stockés au moins une fois par mois afin de détecter la présence éventuelle d'insectes. Cette inspection peut consister à prélever simplement des échantillons en surface, au centre et sur les cotés près des parois; il est cependant conseillé de réaliser une inspection plus complète en prélevant des échantillons dans les diverses parties de la masse du grain, à l'aide d'une sonde.

Des mesures de contrôle doivent être prises si l'on trouve, dans un échantillon (1 000 g), plus de deux charançons (Sitophilus spp.) ou plus de 15 insectes parmi les espèces suivantes: *Tribolium* spp., *Orizaephilus* spp., *Cryptolestes* spp.

Dans les régions tempérées, le retournement, le tamisage et le réensachage des grains, réalisés à la fin de l'automne ou en hiver, lorsque la température extérieure est très basse, sont des méthodes mécaniques de contrôle efficaces. L'exposition des insectes à des températures très basses en tuera un grand nombre et réduira considérablement leurs populations. Toutefois, ces méthodes de contrôle ont leurs limites: (i) le matériel de retournement nécessaire n'est pas toujours disponible; et (ii) les insectes à l'intérieur des grains peuvent survivre même si ceux-ci sont retournés pendant les périodes très froides.

En raison des températures douces qui caractérisent les climats des tropiques, ces méthodes de contrôle n'ont aucune valeur dans ces régions et l'infestation par les insectes doit être contrôlée en recourant à des méthodes rapides, économiques et fiables, telles que la fumigation.

L'objectif de la fumigation est d'introduire, à un taux de concentration mortel, un gaz dans toutes les parties de la masse des grains et de maintenir la concentration suffisamment longtemps pour tuer les insectes présents à tous les stades de leur développement. Malheureusement, la réalisation des fumigations est impossible pour la plupart des grains conservés à la ferme, en raison des conditions de stockage inadaptées des installations rustiques.

Dans les entrepôts étanches et bien construits, on peut réaliser la fumigation en utilisant un de produits conçus à cet effet. Les fumigants suivants sont parmi les plus utilisés: l'hydrogène cyanide, le méthyle bromide, l'éthylène dibromide et le photoxin. Ce dernier est formulé en tablettes qui laissent échapper le gaz quand elles sont au contact de l'humidité de l'air.

La fumigation est un outil puissant pour le contrôle des insectes des grains stockés. Toutefois, elle doit être réalisée par des personnes bien formées, connaissant les précautions à prendre pour éviter des accidents qui peuvent être mortels.

BIBLIOGRAPHIE

Buiyah, M.I.M. & Quiniones, A.C. 1990. Use of leaves of lagundi (*Vitex negundo* Lin.) as corn seed protectant against the corn weevil *Sitophilus zeamais* Motsch. *Bangl. J. Zool.*, 18(1): 127-129.

Christensen, C.M. & Kaufmann, H.H. 1969. *Grain storage. The role of fungi in quality loss.* Minneapolis, MN, USA, University of Minnesota Press. 153 pp.

Harrington, J.F. 1959. Drying, storage and packaging seed to maintain germination

and vigor. In *Proc. 1959 Short Course for Seedsmen,* Seed Technology Laboratory, Mississippi State University, State College, Mississippi, USA.

Helmer, J. D. 1964. Basic courses of poor storage and refrigerated dehumidification. In *Proc. 1964 Short Course for Seedsmen,* Seed Technology Laboratory, Mississippi State University, State College, Mississippi, USA.

Jamieson, M. & Hubber, P. 1970. *Prevención de pérdidas durante el almacenamiento,* vol. 3. Manejo de los alimentos. México, DF, Editorial Pax. 564 pp.

Lindbland, C. & Druben, L. 1980. *Preparing grain for storage,* vol. 1. Small farm grain storage. Manual Series 2. Action Peace Corps Program and Training Journal. Mt Rainier, MD, USA.

Makanjuola, W.A. 1989. Evaluation of extracts of neem (*Azadirachta indica* A. Juss) for the control of some stored products pests. *J. Stored Prod. Res.,* 25(4): 231-237.

Okonkwo, E.U. & Okoye, W.I. 1996. The efficacy of four seed powders and the essential oils as protectants of cowpea and maize grains against infestation by *Callorobruchus maculatus* (Fabricius), (Coleoptera, Bruchidae) and *Sitophilus zeamais* (Motschulsky) (Coleoptera, Curculionidae) in Nigeria. *Int. J. Pest Manag.,* 42(3): 143-146.

Ransom, W.H. 1960. *Building for the storage of crops in warm climates.* Trop. Build. Stud. 2. Build. Res. Sta. London, HMSO.

Snelson, J.T. 1987. *Grain protectants.* Aust. Centre Inst. Agric. Res. Monog. 3. 448 pp.

Welch, C.B., Boyd, A.H. & Davila, S. 1981. Cleaning and conditioning seeds for marketing. In *CRC handbook of transportation and marketing in agriculture. Field crops.* vol. 2. p. 127-211. Boca Raton, FL, USA, CPC Press.

Welch, G.B. & Delauche, J.C. 1968. Environmental and structural requirements for seed storage. In *Proc. 1968 Ann. Meet. Southeast Region Am. Soc. Agric. Engineers.* Miss. Agric. Exp. Sta. 1607. State College Mississippi, Mississippi, USA.

Production des semences

R.L. Paliwal

La semence est le produit final d'un programme de sélection. Ce programme ne peut être qualifié de réussi que lorsque la semence arrive à l'agriculteur et qu'il l'utilise. Malheureusement, beaucoup de programmes d'amélioration du maïs n'ont pas vraiment conscience de cette réalité, comme le montre le fait que seule une faible proportion du maïs cultivé est semé avec des semences de variétés améliorées et d'hybrides (voir chapitre «Considérations générales sur l'amélioration du maïs en milieu tropical»). Il est significatif que certains programmes nationaux aient rebaptisé les activités de leur programme de sélection du maïs «Projets de sélection de semences» pour insister sur l'importance des semences.

Personne ne conteste nulle part le besoin et l'importance d'une bonne semence. Elle est reconnue comme l'intrant de base le plus important de toutes les productions végétales agricoles. C'est aussi la moins chère. Tous les autres intrants agricoles – eau, fertilisants, pesticides et herbicides, équipements, main d'œuvre ou temps de l'agriculteur – sont plus coûteux, parfois beaucoup plus coûteux. Le profit que l'agriculteur peut tirer de tous ces intrants onéreux dépend directement du premier intrant, la semence. La qualité des semences a joué un rôle très important dans la révolution verte, elle a partout été responsable d'augmentations significatives de la productivité. Dans les années 60, l'Inde montra que la lutte contre l'insuffisance alimentaire chronique pouvait être gagnée par des importations de semences plutôt que par des importations de nourriture. L'importation à grande échelle de semences de variétés de blé du Mexique, très productives, à paille courte, mit en marche la révolution du blé en Inde (Hanson, Borlaug et Anderson, 1982; Swaminathan, 1993; Paliwal, 1998). Il est difficile de croire que, même dans l'environnement tropical agricole le moins développé, il pourrait y avoir des agriculteurs qui ne comprennent pas et n'apprécient pas l'importance d'une bonne semence. Malgré tout, le fait demeure qu'en milieu tropical moins de 40 pour cent des surfaces en maïs sont semées avec des semences améliorées. Les deux raisons incontournables pour lesquelles les agriculteurs des pays tropicaux n'acceptent pas ou n'utilisent pas les semences améliorées de maïs peuvent se formuler ainsi: (i) l'amélioration des «semences améliorées» ne répond pas à leurs besoins, ces semences sont donc inacceptables; (ii) le système de production et de distribution des semences n'est pas capable d'approvisionner efficacement les agriculteurs en semences améliorées. Les deux situations, que l'on rencontre souvent ensembles, sont malheureusement prédominantes dans la production du maïs tropical. Nous avons présenté le développement des variétés et des hybrides améliorés dans les chapitres précédents traitant de la sélection du maïs. Nous décrirons dans ce chapitre la production et la distribution des semences.

Pratiquement 100 pour cent des surfaces en maïs tempérés sont semées avec des hybrides constitués à partir de diverses combinaisons de lignées (hybrides doubles, hybrides trois-voies et hybrides simples). Par opposition à cette uniformité de types de semences des environnements tempérés, les agriculteurs

tropicaux utilisent un large éventail de types de semences. Ce fait rend les systèmes semenciers des maïs tropicaux beaucoup plus complexes. Parmi les variétés en pollinisation libre, on trouve des variétés locales, des variétés propres aux agriculteurs, des composites et des synthétiques. Parmi les semences hybrides, on rencontre les différentes combinaisons hybrides de lignées, les hybrides lignée x non-lignée, et les combinaisons faites uniquement à partir de parents non-lignées (voir chapitre «Sélection des hybrides de maïs». Aucun programme organisé de semences ne produit de semences de variétés locales, de variétés des agriculteurs ou de semences conservées par les agriculteurs. Les agriculteurs produisent, conservent et utilisent leurs propres semences. Cependant, ce système semencier désorganisé pourrait bénéficier de formation et d'assistance pour permettre aux agriculteurs de réaliser un meilleur travail de sélection et de maintenance (Sharanjit et Douglas, 1992). Toutefois, on discute pour savoir si les efforts et les ressources doivent être canalisés vers cette formation ou si l'accent doit être mis sur l'amélioration des systèmes semenciers organisés de façon qu'ils puissent produire et rendre accessibles à tous les agriculteurs des semences de variétés en pollinisation libre (VPL) et de différents types d'hybrides de bonnes qualités. Les VPL améliorées sont plus faciles à développer et à maintenir. Leur production de semences est relativement plus simple et moins chère et, par conséquent, ces semences sont meilleur marché que celles des hybrides. Les agriculteurs, s'ils le désirent et s'ils le choisissent, peuvent conserver leurs propres semences pour la saison/année suivante, réduisant ainsi leur dépendance à des systèmes semenciers organisés dont les performances sont, la plupart du temps, irrégulières dans la situation de beaucoup de pays en développement. Les pratiques culturales et les besoins en intrants pour la culture des VPL améliorées peuvent être semblables à ceux des variétés locales et des variétés des agriculteurs. L'adoption des semences de VPL par les agriculteurs et leur diffusion d'agriculteurs à agriculteurs sont plus faciles et peuvent couvrir de larges zones. Ce fait explique pourquoi les VPL sont nécessaires pour beaucoup d'environnements tropicaux, bien que les semences hybrides de maïs offrent un potentiel de rendement plus élevé. Les statistiques concernant l'utilisation des semences améliorées dans les pays tropicaux en développement mettent en lumière une contradiction. Environ 81 pour cent des surfaces tropicales sont semées avec des variétés en pollinisation libre, non améliorées ou améliorées. Seulement 20 pour cent des surfaces sont semées avec des VPL améliorées. Les surfaces semées avec des semences hybrides sont à peu près identiques (19 pour cent) à celles semées avec des semences de VPL améliorées. Les systèmes de production et de distribution des semences hybrides, qui sont largement entre les mains du secteur privé, sont beaucoup mieux organisés et beaucoup plus efficaces que les systèmes de production et de distribution des semences des VPL, qui sont presque exclusivement entre les mains du secteur public. L'utilisation des semences hybrides est limitée aux environnements irrigués ou bien arrosés, qui sont les plus productifs mais qui ne représentent qu'une proportion faible des surfaces en maïs sous les tropiques. Les VPL sont utilisées en culture pluviale dans les environnements les moins sûrs, qui représentent une proportion beaucoup plus importante des surfaces en maïs sous les tropiques. Quelques VPL améliorées ont, dans certains environnements où le potentiel de productivité est supérieur à la moyenne, des résultats aussi bons que ceux des hybrides. Ces VPL y sont semées sur des surfaces beaucoup plus importantes que n'importe quel hybride simple; tel est le cas de *BR-106* au Brésil, de *ICA-156* en Colombie, de *INIAP-526* en Equateur, de *Marginal 28* au Pérou et de *Suwan 1* en Thaïlande (Shivaji Pandey,

communication personnelle). Aussi, le besoin de systèmes semenciers capables de produire une large gamme de semences d'hybrides et de VPL est, pour les environnements tropicaux, une nécessité incontournable.

On a facilement transféré et adapté la technologie de production des semences hybrides, mise au point pour les maïs tempérés, à la production des semences de maïs hybrides tropicaux. La mise au point de la technologie pour la production des semences de VPL n'a pas été aussi simple. Dans la plupart des cas, on ne consacre pas plus d'attention à la production des semences de VPL qu'à la production d'un bon champ de maïs-grain commercial. La production de semences de maïs hybride met en jeu plus d'un parent; ces parents doivent être croisés tous les ans pour produire de nouvelles semences hybrides. La production de semences d'une VPL de maïs ne met en jeu qu'un seul parent et on parle généralement dans ce cas, comme pour les variétés autogames, de «multiplication» de semences. La production de semences d'une VPL nécessite plus de soin et d'attention qu'une simple multiplication de semences en raison de la nature croisée de la pollinisation du maïs. Aussi est-il nécessaire de développer et d'améliorer les systèmes semenciers pour les VPL et les hybrides tropicaux de maïs. La croissance rapide des gains de productivité des maïs tropicaux passe par l'augmentation des surfaces produites avec des semences d'hybrides et de VPL de bonne qualité.

On a publié une grande quantité d'information sur les divers aspects de la production des semences de maïs. Quelques-unes des publications se rapportent spécifiquement aux pays en développement et aux maïs tropicaux. Douglas (1980) a rédigé et publié un livre intitulé *Successful seed programs: a planning and management guide.* Il y fournit l'information sur la façon de planifier, d'exécuter et de gérer les différents aspects des programmes semenciers. Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) passèrent en revue les différents aspects importants pour réussir la mise en place d'un système semencier de maïs. Le CIMMYT, au Mexique, a publié un livre sur les industries du maïs dans les pays en développement (Morris, 1998). La FAO a publié une série de bulletins couvrant divers aspects de la production, du conditionnement, du stockage, de la commercialisation et du testage des semences (FAO, 1977, 1987; Feistritzer, 1975; Feistritzer et Redl, 1975; Feistritzer et Fenwick Kelly, 1978). Steele (1978), Jugenheimer (1985) et Wych (1988) ont décrit en détail la technologie de la production des semences de maïs. En 1984, le CIMMYT a publié un bulletin sur le développement, la maintenance et la production des semences des variétés de maïs en pollinisation libre. Nous présentons dans ce chapitre certains aspects de la production des VPL et des hybrides qui, dans le cadre des programmes semenciers tropicaux, requièrent une attention particulière.

VARIÉTÉS EN POLLINISATION LIBRE (VPL)

Nous avons décrit les méthodes d'amélioration des populations de maïs et le développement des VPL dans le chapitre «Sélection récurrente du maïs». Assez souvent, on utilise comme variété le mélange du dernier cycle d'une population améliorée. De telles variétés sont très variables et il est difficile de décrire leurs caractères distinctifs et d'identification pour la production des semences, l'épuration et la certification. Le CIMMYT (1984), Cordova (1991), Cordova, Queme et Rosado (1992), Pandey et Gardner (1992) et Pandey (1998) ont décrit les différentes façons de développer des VPL améliorées, uniformes et à fort rendement. On crée maintenant les VPL améliorées en ne combinant que les meilleurs éléments des populations en cours d'amélioration par schéma de sélection récurrente. Pour ce faire, on sélectionne les quelques dix familles présentant les meilleurs rendements, uniformes

TABLEAU 39

Descripteurs morphologiques de variétés ou hybrides de maïs

Partie de la plante	Descripteurs	
	Qualitatifs	Quantitatifs
Tige	Couleur	Hauteur Nombre de nœuds Nombre de talles
Feuille	Couleur de la feuille Couleur de la nervure centrale Couleur de la gaine foliaire Pubescence de la gaine foliaire	Nombre total de feuilles Nombre de feuilles au-dessus de l'épi Angle d'insertion des feuilles Longueur des feuilles Largeur des feuilles
Panicule	Compacte ou lâche Epillet central Couleur des glumes Couleur des anthéres	Longueur du pédoncule Longueur de l'axe central Epaisseur de l'axe central Nombre de ramifications Jours à 50% d'anthèse
Epi	Couleur des soies Couleur des spathes Couverture des spathes Pubescence des spathes Forme de l'épi Arrangement des files de grains Couleur de la rafle	Jours à 50% de sortie des soies Nombre d'épis par plante Longueur du pédoncule de l'épi Angle d'insertion de l'épi Longueur de l'épi Diamètre de l'èpi Diamétre de la rafle Pourcentage d'égrenage
Grain	Couleur du péricarpe Couleur de la couche aleurone Couleur de l'endosperme Texture de l'endosperme Type et forme du grain	Longueur du grain Largeur du grain Epaisseur du péricarpe Poids de mille grains

Source. adaptée de CIMMYT, 1984

pour la hauteur et la maturité, à tiges fortes et tolérantes à la verse ainsi qu'à d'autres stress biotiques et abiotiques, pour les recombiner génétiquement et donner naissance à une variété améliorée. On peut alors identifier et décrire une telle variété pour assurer sa maintenance, son épuration pendant la production et la certification de ses semences. Il est donc nécessaire d'identifier les caractères distinctifs de chaque VPL améliorée et de les utiliser comme descripteurs pour la maintenance, la production des semences et la certification de la variété. Le tableau 39 présente les caractères qualitatifs et quantitatifs distinctifs que l'on peut utiliser pour la description d'une variété. Les caractères quantitatifs doivent être mesurés et pris en compte dans la zone d'adaptation de la VPL c'est-à-dire là où la variété sera maintenue, produite et cultivée commercialement par les agriculteurs. La variation acceptable de chaque caractère quantitatif de la variété doit être donnée sous la forme de déviation standard par rapport à la moyenne attendue. Les variations attendues et acceptables des caractères qualitatifs peuvent être données en pourcentage. Les descripteurs quantitatifs sont très importants pour la maintenance et la production des semences de départ des VPL. Les caractères qualitatifs sont plus utiles pour

la production des semences de base et des semences certifiées (CIMMYT, 1984). Les nouvelles VPL développées et maintenues correctement sont plus uniformes que les anciennes. Toutefois, une VPL améliorée sera rarement aussi uniforme qu'un hybride produit à partir de la combinaison de lignées. Cette variabilité limitée est souhaitable dans la plupart des environnements tropicaux. Aussi, les normes de certification des VPL doivent-elles être réalistes, flexibles et adaptées aux conditions de l'environnement où la variété est cultivée. Une variété cultivée dans un environnement difficile présentera plus de variabilité qu'une variété cultivée dans un environnement bien irrigué et moins stressant.

Maintenance et production des semences des VPL

Quel que soit le nombre de familles qui entrent dans la composition d'une VPL, elle n'aura qu'une composante lors de sa diffusion pour la production de ses semences et sa culture. Cette composante est la semence de départ de la variété produite et maintenue par le sélectionneur (sélection conservatrice). C'est la forme génétiquement la plus pure de la variété. Les quantités de cette semence sont toujours faibles, tout au plus quelques kilogrammes. Cette semence subira des reproductions successives pour obtenir des quantités de semences suffisamment importantes pour être distribuées aux agriculteurs pour la production commerciale de maïs grain. La reproduction des semences sera effectuée très souvent et autant que nécessaire durant la durée de vie de la variété. Le processus de production des semences doit donc être systématique et suivre un schéma établi. Ceci assurera que les semences distribuées aux agriculteurs seront conformes à la variété telle qu'elle fut créée, pour les caractères génétiques, morphologiques et de qualité et pour le rendement potentiel. Malheureusement, dans la plupart des environnements tropicaux, les sélectionneurs considèrent que leur travail est terminé lorsque la variété est diffusée. Les procédures prévues et les normes de reproduction des semences des VPL ne sont généralement pas suivies, aussi les variétés perdent-elles leurs caractéristiques originales. Il n'est alors pas surprenant que, sous les tropiques, les surfaces ensemencées avec des variétés améliorées soient si faibles, et que les surfaces ensemencées avec des variétés non améliorées et/ou des variétés des agriculteurs et locales restent si importantes.

En règle générale, les sélectionneurs doivent être responsables de la sélection conservatrice des géniteurs et de la production d'une petite quantité de semences de départ de chaque VPL aussi longtemps que celle-ci est cultivée. Le nombre de générations nécessaires à la reproduction des semences entre la sélection conservatrice du sélectionneur et la semence commerciale certifiée, distribuée aux agriculteurs, doit être minime. Les étapes de la production/reproduction des catégories de semences des VPL sont: (i) la maintenance des semences pures par le sélectionneur (sélection conservatrice); (ii) la première reproduction des semences réalisée par le sélectionneur pour produire les semences de départ; (iii) la deuxième reproduction de semences pour produire les semences de base; et (iv) la troisième reproduction pour produire les semences certifiées ou commerciales distribuées aux agriculteurs. Parfois, lorsque l'on a besoin de quantités de semences importantes, les semences issues de la troisième multiplication sont appelées semences enregistrées et servent à produire les semences certifiées. Il est nécessaire de mettre sur pied un programme semencier approprié afin qu'il ne soit généralement pas nécessaire de reproduire les semences plus de trois ou quatre fois au maximum, depuis les semences pures maintenues par le sélectionneur jusqu'aux semences certifiées distribuées aux agriculteurs. Ce programme doit être continué tous les ans et année après année aussi

longtemps que la VPL reste en production. Douglas (1980), CIMMYT (1984), Cordova (1991), Cordova, Queme et Rosado (1992), Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) et Agrawal *et al.* (1998) ont décrit la procédure pour le maintien des semences pures par le sélectionneur, pour la production des semences de départ et pour les stades successifs de production de semences.

Maintien des semences pures et production des semences de départ des VPL

Le CIMMYT (1984) suggéra deux méthodes simples, et cependant très efficaces, à la fois pour le maintien des semences pures des VPL et pour la production des semences de départ. Ces deux méthodes sont: (i) la pollinisation en mélange; et (ii) les blocs de croisements demi-frères en épi-ligne. Le choix d'une des deux méthodes dépend de la préférence du sélectionneur et du type de maintenance des semences pures des VPL (soit en mélange après égrenage des épis, soit en épis individualisés). Si la semence pure de la VPL est maintenue en mélange égrené, on peut utiliser la méthode de la pollinisation en mélange. La taille de la pépinière nécessaire pour le maintien des semences pures des VPL et pour la production des semences de départ dépend de la quantité de semences pures de la variété disponible ainsi que de la quantité des semences de départ nécessaire pour réaliser les étapes successives de production des semences. Le sélectionneur doit cultiver dans sa pépinière de semences de départ de 1 000 à 5 000 plantes à partir du mélange de semences pures de la VPL améliorée. Il doit sélectionner et marquer environ 50 pour cent des plantes les plus proches du descriptif de la variété. La variation de ces plantes doit se trouver à l'intérieur de ± 0,7 s (déviation standard) pour les descripteurs quantitatifs et ± 3 pour cent pour les descripteurs qualitatifs. Le sélectionneur doit utiliser le mélange de pollen des plantes sélectionnées pour polliniser les épis des plantes sélectionnées de la pépinière. A la récolte, il sélectionne 100 à 200 épis, réellement représentatifs de la variété pour les caractères des grains et de l'épi. Il utilise une quantité égale de semences de chaque épi pour former le mélange de semences pures pour le cycle suivant de reproduction des semences. Il récolte le mélange des plantes sélectionnées (pollinisées en mélange) qui répondent aux caractères d'épis et de grains dans les limites acceptables décrites ci-dessus, pour former les semences de départ de la VPL.

L'autre méthode est la méthode des blocs de croisement des épi-lignes demi-frères. Cette procédure nécessite: (i) que les stocks de semences pures de la VPL soient maintenus en épis séparés (100 à 200 épis sont conservés au lieu d'être égrenés en mélange); et (ii) une parcelle d'isolement pour semer le bloc de croisement. Le bloc de croisement des demi-frères doit se trouver à au moins 300 m de tout maïs fleurissant en même temps que lui. Les semences de chaque épi de départ sont semées en épi-ligne pour former les lignes femelles ou familles dans le bloc de croisement des demi-frères. On utilise une petite quantité de semences de chaque épi (la même pour chaque épi de départ) pour semer les lignes mâles à raison d'une ligne mâle pour deux ou trois lignes femelles. Toutes les plantes des lignes femelles sont castrées[1] avant qu'elles ne commencent à émettre du pollen. On peut aussi castrer jusqu'à 30 pour cent des plantes des lignes mâles, ce qui permet d'être sûr que seul le pollen des plantes les plus représentatives de la VPL pollinisera effectivement les plantes des lignes femelles. Un tel contrôle du pollen est très utile pour maintenir les caractéristiques et la pureté des VPL. Au stade «soies sèches», on observe à nouveau les lignes femelles pour les caractéristiques variétales. Les lignes mâles fournissent un bon élément de comparaison pour la sélection des lignes

[1] Voir la section concernant la production de semences hybrides pour les détails sur la castration

femelles conforment au type. La sélection peut ainsi être très rigoureuse et on peut alors éliminer jusqu'à 50 pour cent des lignes femelles. A la récolte, on garde dans chaque ligne femelle sélectionnée cinq á dix épis dont les caractéres de grains et d'épis correspondent au descriptif. On sauvegarde les quelques 100 meilleurs épis comme géniteurs pour le cycle suivant de production de semences de départ. On utilise les semences des épis sélectionnés restant comme semence de départ pour la production des semences de base. Les deux systèmes sont à peu prés aussi bon l'un que l'autre pour la maintenance des VPL et pour la production des semences de départ. Le sélectionneur peut passer d'un système à l'autre en conservant les semences de départ de la variété en épi ou en mélange.

Production des semences de base

La première reproduction de semences de départ produit les semences de base. La responsabilité de la production des semences de base á partir des semences de départ reçues du sélectionneur, est confiée á un organisme ou un service de production de semences de base. Les semences de départ sont semées dans une parcelle isolée de toute autre source de pollen pour éviter toute contamination. On considère qu'une distance d'isolement de 300 m de tout autre champ de maïs florissant en même temps est suffisante. La production des semences de base se fait en pollinisation libre de plantes à l'intérieur d'une parcelle isolée semée avec des semences de départ de la VPL. Toutes les plantes hors-types qui ne se trouvent pas dans la plage de variation du descriptif des semences de base doivent être éliminées avant qu'elles n'émettent du pollen. L'épuration ou l'élimination sélective sur les caractéristiques des grains et des épis est faite au moment de la récolte et à nouveau lors de l'égrenage. En production de semences de base, on accepte une plage de variation plus large que pour la production des semences de départ. La plante observée doit se trouver dans les limites de ± 1,55 s (déviation standard) pour les caractères quantitatifs, et de ± 5 pour cent pour les caractères qualitatifs. Il est recommandé que les sélectionneurs responsables du maintien des VPL et de la production des semences de départ visitent les productions de semences de base au moins une fois à la floraison et pendant les opérations d'épuration. Le personnel de l'agence de certification, responsable de la délivrance des étiquettes de certification, doit aussi inspecter les parcelles de production de semences de base. Les semences de base doivent servir à la production des semences certifiées qui sont distribuées aux agriculteurs pour la production commerciale de la culture. Dans certaines situations d'urgence, la première génération de semences de base peut être insuffisante pour produire les quantités nécessaires de semences certifiées. Dans de tels cas, on produit une deuxième génération de semences de base, appelées également semences enregistrées. Les semences de base-2 sont produites selon la même procédure et avec les mêmes précautions que celles décrites ci-dessus pour la production de la première génération de semences de base.

Semences certifiées

On produit les semences certifiées à partir des semences de base (ou de la deuxième génération de semences de base). C'est le dernier stade de chaque cycle du processus de la production de semences. Les semences certifiées sont produites par pollinisation croisée entre les plantes cultivées á partir des semences de base dans des parcelles isolées d'environ 200 m de toute autre parcelle de maïs fleurissant en même temps. Le systéme de production est le même que celui décrit précédemment pour les semences de base. La norme d'épuration des hors-types et la plage de tolérance des descripteurs variétaux sont toutefois différents. On élimine généralement jusqu'à 5 pour cent des plantes avant la floraison. Pour la production des semences

certifiées, on accepte une plage de variation de ± 1,96 s pour les caractères quantitatifs et de ± 8 pour cent pour les caractères qualitatifs. L'épuration ou élimination sélective des épis, basée sur les caractères des épis et des grains, se fait au moment de la récolte et á nouveau au moment de l'égrenage.

PRODUCTION DE SEMENCES HYBRIDES

Steele (1978), Jugenheimer (1985), Wych (1988), Cordova, Queme et Rosado (1992), Ramirez et Cordova (1992), Dowswell, Paliwal et Castrell (1996) et Agrawal *et al.*, (1998) ont décrit les processus de production des semences hybrides. A la différence de la production des VPL où un seul parent est impliqué dans la production de semences, deux à quatre parents participent à la production des semences de maïs hybride. Cette production est donc plus complexe, elle nécessite un plus haut niveau de compétence technique et elle est plus coûteuse pour la maintenance des lignées et autres parents, la production des semences de base et des semences certifiées. Les différents types de maïs hybrides sont décrits dans le chapitre «Sélection des hybrides de maïs». Les sélectionneurs sont responsables de la maintenance des parents et de la production des semences de départ. Les lignées sont des lignées pures présentant un haut degré d'homozygotie. Il est très important d'observer soigneusement et de maintenir la pureté génétique et les normes d'uniformité des lignées parentales. Les lignées sont généralement maintenues par croisements frères-sœurs au hasard, avec élimination des plantes hors-types avant la pollinisation. Les semences de départ des lignées sont produites de la même façon. Très souvent, les sélectionneurs produisent très soigneusement des réserves de lignées parentales et parfois des réserves de semences de départ en quantité plus importante. Ils les stockent en chambre froide et les utilisent les années suivantes. Cette pratique garantit que les semences de lignées seront disponibles en quantité suffisante; elle réduit aussi la dérive génétique. On produit les semences d'hybrides simples en croisant deux lignées semées en parcelles de croisement isolées. Quelquefois, on utilise les semences des hybrides simples (semences coûteuses) comme variété commerciale pour tirer profit de leur rendement potentiel plus élevé. Dans le cas de la production d'hybrides trois-voies, on sème un hybride simple comme lignes femelles et une lignée comme pollinisateur. Pour les hybrides doubles, on sème les semences de base de deux hybrides simples pour la production des semences hybrides. Dans le cas d'hybrides non-lignée x lignée, on maintiendra et on produira les semences de base du/des parent(s) non-lignée en suivant la procédure décrite dans la section concernant les VPL. La lignée parentale est maintenue et reproduite comme cela a été décrit pour la production des semences hybrides. Les combinaisons hybrides non-lignée x lignée peuvent être des *top-crosses* (VPL x lignée) ou des doubles *top-crosses* (hybride simple de lignées x VPL). On produit rarement des hybrides de parents non-lignées par croisement de deux VPL améliorées, synthétiques ou composites. On peut aussi produire des hybrides de parents non-lignées à partir de deux familles de pleins-frères ou de demi-frères ou par combinaison entre elles. Il est important que tous les parents, lignées ou non-lignées, utilisés dans les systèmes de production de semences hybrides soient maintenus avec soin et qu'ils soient utilisés systématiquement pour la production des semences de base et des semences certifiées.

Les considérations suivantes sont importantes pour la production des semences hybrides: (i) identification correcte des lignées ou des autres parents à utiliser comme parents mâles ou femelles; (ii) concordance de floraison; (iii) production de pollen par le parent mâle; et (iv) rendement en semence du parent femelle. Le succès ou l'échec d'une

production de semences hybrides peut dépendre directement du rapport du nombre de lignes mâles/femelles et des méthodes de semis des parcelles de croisement. Ramirez et Cordova (1992) et Agrawal *et al.* (1998) traitèrent du rapport des lignes mâles/femelles et des divers modèles de semis. Il est important d'assurer une bonne disponibilité en pollen pour permettre la pollinisation de toutes les plantes des lignes femelles et un nombre de lignes femelles suffisant pour garantir un rendement en semences élevé. Toutes les lignes femelles doivent être castrées, sauf si l'on utilise une forme quelconque de stérilité mâle chez le parent femelle. La castration consiste à enlever la panicule de toutes les plantes des lignes femelles avant qu'elles n'aient émis du pollen. La castration correcte garantit que tous les grains des épis des plantes femelles sont pollinisés avec du pollen des lignes mâles et qu'ainsi la production de semences sera bonne. On opère la castration manuelle en saisissant la partie basse du pédoncule de la panicule et en tirant celle-ci d'un mouvement brusque vers le haut. Des lignes femelles avec trop de plantes ou semées trop près les unes des autres peuvent gêner l'efficacité de la castration. C'est une opération de courte durée mais qui nécessite beaucoup de main d'œuvre et doit être faite régulièrement même par mauvais temps, les jours de pluie et les dimanches et jours de fêtes. La qualité de la castration affecte directement la qualité de la production de la semence hybride. Les services de certification de beaucoup de pays en développement ont fixé des normes pour la castration des hors-types dans les rangs mâles et ont prévu une limite maximum du nombre de panicule émettant du pollen dans les lignes femelles. A n'importe quelle inspection pendant laquelle les lignes femelles ont 5 pour cent ou plus de plantes avec les soies réceptives, les lignées mâles ne doivent pas avoir plus de 0,2 pour cent de plantes hors-types émettant du pollen et les lignes femelles ne doivent pas présenter plus de 1 pour cent des panicules émettant du pollen (Agrawal *et al.*, 1998).

L'efficacité de la production des semences est importante pour le succès de tout programme semencier. Il est souhaitable d'organiser la production des diverses catégories de semences dans les régions d'adaptation où elles doivent être utilisées. Ceci évitera toute dérive génétique et limitera les coûts de transport. D'autre part, le taux de multiplication de la semence depuis les semences de départ jusqu'aux semences de base et aux semences certifiées est un facteur important. Il aide à produire les quantités de semences nécessaires sur des surfaces relativement petites, permet des inspections et des supervisions des champs semenciers plus efficaces et aide à maintenir le prix de la semence bas. Les parcelles de production de semences doivent bénéficier de bonnes techniques culturales et doivent recevoir les intrants nécessaires. La densité des plantes doit être uniforme, ni trop élevée ni trop faible. La taille des semences est meilleure si la densité des plantes n'est pas trop élevée. Il est toujours sage de garder des stocks de réserves de semences de départ et de semences de base afin qu'il soit possible, en cas de problème, de recommencer à partir de ces stocks et d'assurer ainsi la fourniture des semences. La production de semences est un processus continu des semences de départ aux semences certifiées. Il est nécessaire de planifier soigneusement la production afin d'éviter de manquer de semences ou d'avoir des surplus importants. Cette planification peut se faire à partir des prévisions de surfaces en semences certifiées et des quantités de semences nécessaires correspondantes, en remontant aux productions de semences de base et de semences de départ nécessaires pour assurer la production de semences certifiées planifiées. Douglas (1980), le CIMMYT (1984), Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) ont insisté sur l'importance d'une bonne planification pour le succès d'un programme de production de semences. Le

TABLEAU 40

Planification de la production des diverses catégories de semences pour le semis de 200 000 ha de production commerciale de maïs avec une variété en pollinisation libre améliorée

Activité	Rendement attendu (*t/ha*)	Surface (*ha*)	Semences par ha (*kg/ha*)	Semences nécessaires (*t*)
Culture commerciale	-	200 000	20	4 000
Semences certifiées	3,0	1 333	15	200
Semences de base	2,0	20[a]	15	0,3
Semences de départ	1,0	0,6[a]	10	0,006

[a] Cette surface est le double de la surface réellement nécessaire afin de produire une réserve de semences

Source: adaptée de CIMMYT, 1984, et de Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996.

tableau 40 présente les surfaces et les productions de semences des diverses catégories de semences pour la production des semences d'une VPL améliorée pour semer 200 000 ha par an de semences commerciales.

Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) fournirent un plan guide semblable pour la production de semences d'un hybride double pour ensemencer 200 000 ha de production commerciale. Ce plan est plus complexe car il met en jeu la planification des besoins en semences et la production de quatre lignées et de deux hybrides simples, qui seront utilisés à leur tour pour produire l'hybride double. La production de semences hybrides est complexe et coûteuse. Les producteurs de semences hybrides doivent se familiariser avec des plans de semis compliqués: semis des lignes de parents mâles et femelles de façon à synchroniser l'émission de pollen des lignes mâles avec la sortie des soies des lignes femelles pour obtenir de bonnes semences. Ils doivent aussi fixer des normes strictes pour les opérations d'épuration et de castration et des procédures pour la récolte. Le coût plus élevé des semences parentales s'ajoute au coût beaucoup plus élevé des semences hybrides. Toutefois, l'agriculteur a intérêt à payer un prix plus élevé pour les semences hybrides si celles-ci lui permettent d'augmenter sa productivité et son profit économique dans le temps. Le CIMMYT (1987, 1994), Lòpez-Pereira et Filippello (1995), Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996) traitèrent des différents aspects économiques de la production des semences dans les pays en développement.

RÉCOLTE DES SEMENCES BRUTES ET CONDITIONNEMENT

Jugenheimer (1985), Singh (1987), Wych (1988), Dowswell, Paliwal et Cantrell (1996), Agraval *et* al. (1998) ont décrit dans plusieurs livres et publications la récolte des semences de maïs et leur conditionnement qui comprend le séchage, le nettoyage, le calibrage, le traitement, l'ensachage et le stockage jusqu'à la distribution aux agriculteurs. La semence de maïs est techniquement prête à être récoltée quand apparaît le point noir et que la semence à atteint la maturité physiologique. La qualité de la semence est à ce stade la meilleure, puis elle commence à décliner avec le temps qui passe et sous l'action de divers facteurs extérieurs. Toutes les opérations entre la récolte de la semence jusqu'à son semis par l'agriculteur doivent assurer que la germination et la longévité de la semence soient maintenues aussi élevées que possible.

L'humidité de la semence est d'environ 30 pour cent à la maturité physiologique. Elle peut aller jusqu'à 38 pour cent pour certains génotypes et dans certaines conditions d'environnements. Toutefois on ne doit pas, dans la plupart des environnements tropicaux,

récolter la semence à des niveaux d'humidité si élevés. On considère qu'il est prudent de laisser sécher la semence sur la plante jusqu'à un niveau d'environ 25 pour cent d'humidité. Si les parcelles doivent être libérées rapidement, l'agriculteur récoltera les plantes de maïs avec les épis et préparera soigneusement, à l'extérieur du champ, des tas de gerbes qui permettront la circulation de l'air autour des épis. Dans les régions tropicales, la majorité des semences de maïs sont récoltées à la main (par opposition aux pays industrialisés des régions tempérées où les semences de maïs sont récoltées à la moissonneuse-batteuse). En pratique, la récolte manuelle des épis entiers permet au producteur de semences d'examiner la pureté génétique des épis et de trier les semences indemnes de maladies. La récolte d'une culture de semences de maïs nécessite une attention particulière pour s'assurer que les épis des parents mâles soient enlevés les premiers afin d'empêcher que les épis des lignes mâles puissent être mélangés avec les épis des lignes femelles.

Séchage

L'humidité de la semence doit être descendue à environ 15 pour cent pour l'égrenage et le conditionnement des semences. En fonction de la quantité des épis de semences à sécher et l'équipement disponible, on utilise essentiellement trois types de séchages. Le système de séchage le moins coûteux consiste à étaler les épis en fine couche au soleil et à les retourner fréquemment. Il peut être efficacement réalisé lorsque la quantité d'épis de semences est faible et que l'on prévoit de petites quantités de production de semences. Les petits producteurs de semences ont recours au séchage/stockage en cribs dont il existe plusieurs modèles faits en grande partie avec des matériaux disponibles localement. Le séchage en cribs nécessite plus de temps que le séchage au soleil. Le stockage en cribs favorise l'infestation des semences par les insectes. Les différents types de séchages à circulation d'air forcée, appelés aussi séchages artificiels avec de l'air à température normale ou réchauffée, sont plus efficaces pour le séchage des semences et présentent un minimum de risques d'infestation ou de dégâts pour celles-ci. La plupart des entreprises de semences utilisent le séchage artificiel pour ramener l'humidité du grain en dessous de 15 pour cent avant l'égrenage. On trouve différents types de séchoirs et d'équipements de chauffage pour répondre aux besoins spécifiques des unités de production de semences. Un séchoir est composé d'une soufflerie pour aspirer l'air au travers d'un brûleur et/ou de plaques chauffées et pour envoyer l'air ainsi réchauffé dans les conteneurs renfermant les épis de semences. Les sources d'énergie de chauffage généralement utilisées sont le bois, le charbon, les rafles de maïs, le mazout, le gaz naturel, le gaz butane ou propane. Dans certains pays, on trouve aussi des séchoirs solaires. Il est important que les brûleurs ou les unités de chauffage soient munis de contrôles thermostatiques pour la mise en marche et l'arrêt de la soufflerie afin d'assurer un contrôle correct de la température de l'air utilisé pour le séchage des épis. Des températures très élevées de l'air peuvent endommager les semences durant le séchage si l'humidité des grains est supérieure à 20 pour cent. La règle de base est la suivante: plus l'humidité du grain est élevée, plus la température de l'air utilisé pour le séchage doit être basse. Lors du séchage de la semence avec de l'air forcé chauffé, la perte d'humidité est rapide et provient au départ de la couche extérieure de l'endosperme entraînant un gradient de niveau d'humidité de centre de la semence vers la périphérie. Un gradient trop important, ce qui se produit si le niveau d'humidité de la semence est élevé au départ, entraîne un stress interne. Ce phénomène peut endommager le péricarpe et entraîner une diminution de la viabilité et de la longévité de la semence. Il

existe de très bons abaques pour renseigner l'utilisateur sur la température de l'air et le système de chauffage en fonction de la quantité de maïs, de son humidité et de l'humidité relative.

Les étapes du conditionnement de la semence – égrenage, nettoyage, calibrage, traitement avec fongicide et insecticide, ensachage et stockage – sont bien standardisées. Les normes de certification et les procédures des analyses de la qualité des semences sont aussi bien établies dans la plupart des pays en développement. Il n'est pas faux de dire que les méthodes de contrôle de la qualité des semences sont en fait, dans la plupart des pays en développement, plus avancées que les procédés pour produire les semences à analyser et à tester.

LES SYSTÈMES SEMENCIERS DES SECTEURS PUBLIC ET PRIVÉ

Le secteur privé joue un rôle de plus en plus important dans la production et la distribution des semences de la plupart des pays tropicaux. Durant ces dernières années, on a beaucoup discuté du rôle du secteur public et du secteur privé dans le domaine des semences (Douglas, 1980; Echeverria, 1990, 1991; Jaffee et Srivastava, 1992, 1994; Srivastava et Jaffee, 1993; CIMMYT, 1994; Paroda, 1994; Chopra, 1994; Lantin, 1994; López-Pereira et Filippello, 1995; Dowswell, Paliwal et Cantrell, 1996). La plupart de ces auteurs ont insisté sur l'importance des deux secteurs, privé et public, dans la production et la distribution des semences. Ils ont aussi insisté sur le fait que le secteur privé avait un gros avantage pour organiser efficacement la production et la distribution des semences. Dans l'ensemble, la présence de plus en plus forte du secteur privé dans le domaine des semences est un élément positif. Il existe toutefois quelques sujets d'inquiétude. Un de ceux-ci est la répartition des responsabilités entre les deux secteurs. Le secteur privé est très engagé dans la production de semences hybrides pour les environnements favorables du maïs. On laisse ainsi au secteur public la responsabilité de la production des semences des variétés en pollinisation libre, qui sont en grande partie utilisées dans les environnements marginaux non favorables. Cette dichotomie n'est pas une approche correcte. La production de semences de qualité est nécessaire à la fois pour les hybrides et les VPL. On ne devrait pas permettre que s'instaure l'impression que la production des semences des VPL puisse et doive être confiée au secteur public et que le secteur privé doive être principalement engagé dans la production d'hybrides supérieurs. Le secteur public sera responsable de répondre à la demande en semences de maïs pendant un certain temps encore, jusqu'à ce que les semences hybrides soient plus largement acceptées par les agriculteurs qui pour l'instant sèment des VPL. Si le secteur semencier public ne prend pas part au développement des semences hybrides, la production du maïs sous les tropiques ne sera pas capable d'atteindre le taux de croissance que les chercheurs souhaiteraient.

La production des semences hybrides, en grande partie aux mains du secteur privé, promeut l'industrie des semences. D'autre part, même les meilleurs VPL ne soutiennent pas automatiquement le développement de l'industrie des semences parce que les agriculteurs sont enclins à utiliser leurs propres semences pendant plusieurs années, parce que le prix des semences est bas et qu'il y a peu de profit à commercialiser des VPL. L'absence d'un système semencier sûr pour gérer les variétés en pollinisation libre ou non hybrides n'a pas permis de tirer profit du véritable potentiel d'augmentation de la productivité et de la production des VPL. Il est impératif de dynamiser l'ensemble de l'industrie des semences des pays tropicaux, en mettant en place des politiques et des incitations pour que la production de semences des variétés non hybrides puisse être aussi efficace que celle des semences des hybrides du secteur privé.

Dans ce contexte, les récents documents de politique semencière publiés par la Banque mondiale (Srivastava et Jaffce, 1993; Jafféé et Srivasvata, 1994) sur les besoins et les mécanismes possibles pour le développement d'un système d'ensemble cohérent et sûr, mérite d'être pris en compte et étudié pour la mise en application de quelques idées.

L'introduction de l'apomixie chez le maïs a connu quelques développements rapides. Le jour où elle deviendra une réalité pratique, ce qui pourrait arriver, l'équation du développement du maïs hybride, de la production et de la distribution de ses semences pourrait s'en trouver changée. Les hybrides apomictiques seront, pour la production des semences, des hybrides produits à partir d'une seule lignée et seront traités comme des variétés ou des synthétiques, tout en conservant leur rendement potentiel d'hybride. En attendant, il est impératif de mettre l'accent sur le développement de systèmes de production et de commercialisation plus efficaces, à la fois pour les semences des VPL et pour les semences des hybrides, afin de tirer le meilleur profit des rendements des germplasms supérieurs sur des surfaces plus importantes de maïs tropicaux.

BIBLIOGRAPHIE

Agrawal, P.K., Agarwal, B.D., Venkat Rao, P. & Singh, J. 1998. Maize seed multiplication, conditioning, and storage. *In* M.L. Morris, ed. *Maize seed industries in developing countries.* Boulder, CO, USA, Lynne Rienner Publishers.

Chopra, K.R. 1994. Prospects and constraints of hybrid seed development in South Asia. *In* R.S. Paroda & M. Rai, eds. *Hybrid research and development needs in major cereals in the Asia-Pacific region,* p. 101-109. Bangkok, FAO Regional Office for Asia and Pacific.

CIMMYT. 1984. *Development, maintenance and seed multiplication of open-pollinated maize varieties.* Mexico, DF.

CIMMYT. 1987. *1986 world maize facts and trends: the economics of commercial maize seed production in developing countries.* Mexico, DF.

CIMMYT. 1994. *1993/94 world maize facts and trends: maize seed industries revisited: emerging role of the public and private sectors.* Mexico, DF.

Córdova, H. 1991. *Desarrollo y mejoramiento de germoplasma para resistencia a factores adversos bióticos y abióticos y producción de semilla: estrategias y logros 1986-91.* CIMMYT Regional Maize Program for Central America and the Caribbean, Guatemala City, Guatemala, 1990.

Córdova, H., Queme, J.L. & Rosado, P. 1992. *Producción artesanal de semilla de maíz para el pequeño agricultor en Guatemala,* 2nd ed. Guatemala City, PRM – ICTA – DIGESA.

Douglas, J., ed. 1980. *Successful seed programs: a planning and management guide.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Dowswell, C.D., Paliwal, R.L. & Cantrell, R.P. 1996. *Maize in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Echeverria, R.G. 1990. *Public and private investments in maize research in Mexico and Guatemala.* CIMMYT Economics Working Paper 90/03. Mexico, DF.

Echeverría, R.G. 1991. Impact of research and seed trade on maize productivity. *In* P.G. Pardey, J. Roseboom, & J.R. Anderson, eds. *Agricultural research policy: international quantitative perspectives.* Cambridge, UK, Cambridge University Press.

FAO. 1977. *Seed review 1974-1975.* Rome.

FAO. 1987. *Seed review 1984-1985.* Rome.

Feistritzer, W.P., ed. 1979. *Technologie des semences de céréales.* Rome, FAO.

Feistritzer, W.P. & Fenwick Kelly, A., eds. 1979. *Production de semences améliorées.* Rome, FAO.

Feistritzer, W.P. & Redl, H. 1975. *The role of seed science and technology in agricultural development. Proc Int. Seed Symp.*, Vienna, 1-6 Oct. 1973. Rome, FAO.

Hanson, H., Borlaug, N.E. & Anderson, R.G. 1982. *Wheat in the third world.* Boulder, CO, USA, Westview Press.

Jaffee, S. & Srivastava, J. 1992. *Seed system development: the appropriate roles of the public and private sector.* World Bank Discussion Paper 167. Washington, DC.

Jaffee, S. & Srivastava, J. 1994. The roles of the private and public sectors in enhancing the performance of seed systems. *World Bank Res. Obser.*, 9(1): 97-117.

Jugenheimer, R.W. 1985. *Corn improvement, seed production and uses.* Malabar, FL, USA, Robert E. Krieger Publishing.

Lantin, M.M. 1994. Prospects and constraints relating to hybrid seed development and its utilization in South-east Asia. *In* R.S. Paroda & M. Rai, eds. *Hybrid research and development needs in major cereals in the Asia-Pacific region*, p. 110-120. Bangkok, FAO Regional Office for Asia and Pacific.

López-Pereira, M.A. & Filippello, M.P. 1995. *Emerging roles of the public and private sectors of maize seed industries in the developing world.* CIMMYT Economics Working Paper 95/01, Mexico, DF.

Morris, M.L., ed. 1998. *Maize seed industries in developing countries.* Boulder, CO, USA, Lynne Rienner Publishers.

Paliwal, R.L. 1998. La aventura del trigo mexicano en la India y las contribuciones de cientificos indios a la agricultura mexicana. *In* E.A. Uchmany, ed. *México – India: similitudes y encuentros a traves de la historia*, p. 242-263. México, DF, ESPAT MEXICANA SA de CV.

Pandey, S. 1998. Maize varietal development. *In* M.L. Morris, ed. *Maize seed industries in developing countries.* Boulder, CO, USA, Lynne Rienner Publishers.

Pandey, S. & Gardner, C.O. 1992. Recurrent selection for population, variety, and hybrid improvement in tropical maize. *Adv. Agron.*, 48: 1-87.

Paroda, R.S. 1994. Hybrid technology for improving productivity of cereals in Asia: issues and strategies. *In* R.S. Paroda & M. Rai, eds. *Hybrid research and development needs in major cereals in the Asia-Pacific region*, p. 18-30. Bangkok, FAO Regional Office for Asia and Pacific.

Ramírez, D. & Córdova, H. 1992. *Patrones de siembra en la producción de semilla de maíz híbrido.* Saltillo, México, Pub. Centro de Semillas UAAAN.

Sharanjit, S.B. & Douglas, J. 1992. *Designing successful farmer-managed seed systems.* Development Studies Paper Series. Morrilton, AR, USA, Winrock International.

Singh, J., ed. 1987. *Maize seed production and certification.* New Delhi, AICMIP, IARI.

Srivastava, J.P. & Jaffee, S. 1993. *Best practices for moving seed technology: new approaches to doing business.* World Bank Technical Paper 213. Washington, DC.

Steele, L. 1978. The hybrid corn industry in the United States. *In* D.B. Walden, ed. *Maize breeding and genetics.* New York, NY, USA, J. Wiley & Sons.

Swaminathan, M.S., ed. 1993. *Wheat revolution – a dialogue.* Madras, India, MacMillan Press.

Wych, R.D. 1988. Production of hybrid seed corn. *In* G.F. Sprague & J.W. Dudley, eds. *Corn and corn improvement*, 3rd ed., p. 565-607. Madison, WI, USA, American Society of Agronomy.

Futur du maïs en milieu tropical

R.L. Paliwal

La plupart des professionnels du maïs tropical lui prévoient un avenir plus brillant que son passé et son présent. L'augmentation de la productivité du maïs tropical, de sa production et de son utilisation n'est pas une affaire de choix; c'est une nécessité. La pression démographique de la plupart des pays tropicaux est aujourd'hui très importante, leur croissance démographique est élevée. On devra non seulement assurer la subsistance alimentaire de ces milliards d'êtres humains mais améliorer d'une façon urgente leur niveau nutritionnel, particulièrement pour les secteurs les plus pauvres de ces populations. Le potentiel d'augmentation de la production du maïs pour répondre à la demande alimentaire des pays tropicaux est plus prometteur que celui des autres céréales. En effet, la combinaison de la sélection conventionnelle et de l'ingénierie génétique permet plus facilement l'amélioration des qualités nutritionnelles du maïs que celles des autres céréales. Les utilisations diversifiées du maïs amèneront une augmentation de la consommation et de la demande. Avec l'amélioration de la situation économique et l'augmentation du revenu par habitant des pays en développement - tropicaux pour la plupart d'entre eux - accompagnées de l'amélioration du pouvoir d'achat, beaucoup plus de personnes auront les moyens de consommer des protéines animales. Ce phénomène conduira à une demande accrue en maïs (Byerlee et Saad, 1993; Pingali et Heisey, 1996). Avec la demande croissante de maïs pour l'alimentation animale au niveau mondial et son potentiel d'augmentation de production sous les tropiques, le maïs peut devenir, dans les décennies à venir, la céréale tropicale la plus importante en terme de surface et de production. Il existe des indices montrant qu'une révolution du maïs pourrait permettre d'augmenter la production du maïs tropical. Il est important de tout faire pour relever ce défit.

L'augmentation de la production viendra principalement de l'augmentation de la productivité. En effet, bien que l'on s'attende à une intensification des systèmes de rotation et à un développent du maïs dans de nouveaux environnements, les augmentations de surface devraient avoir un impact limité. Bien que d'origine tropicale, le rendement potentiel du maïs est faible dans les environnements tropicaux typiques qui connaissent des températures diurnes et nocturnes élevées. Son rendement potentiel s'exprime mieux dans les environnements tempérés et subtropicaux où les températures diurnes sont élevées mais où les températures nocturnes sont plus fraîches. La culture du maïs tropical continuera à se déplacer vers les environnements aux températures nocturnes plus fraîches. Des considérations économiques guideront cette expansion. D'autre part, on assistera probablement - grâce aux croisements à larges bases, à l'ingénierie génétique et au transfert de gènes - au développement de types de maïs à fort rendement potentiel pour les environnements typiquement tropicaux.

Dans certains environnements tropicaux aux conditions de culture spécifiques, on assiste à la combinaison de l'utilisation de variétés supérieures et de technologies de production améliorées ainsi qu'au développement des infrastructures requises pour permettre l'accès aux intrants, la commercialisation et l'utilisation

du maïs. Ceci conduira à un changement de type de production du maïs d'une agriculture de subsistance vers une agriculture commerciale. L'utilisation efficace de l'hétérosis pour le développement d'hybrides et de variétés en pollinisation libre (VPL) améliorés contribuera significativement à l'augmentation de la productivité dans la plupart des environnements (environnements à haut potentiel, à productivité moyenne, à productivité limitée et à agriculture de subsistance). L'accent de plus en plus net sur le développement de variétés pour des situations de culture particulières accélérera l'augmentation de la productivité en général et de la production. Comme pour les environnements tempérés, il n'existe aucune preuve de l'existence d'un rendement génétique potentiel maximum chez le maïs tropical (Duvick, 1997). En fait, on peut s'attendre à voir dans l'avenir des gains génétiques très importants chez le maïs tropical. Bien que les outils biotechnologiques jouent un rôle de plus en plus important, la sélection conventionnelle restera l'approche principale dans le développement des variétés supérieures (Duvick, 1996; Smith et Paliwal, 1996).

Bien que les VPL continuent à être très cultivées, les hybrides participeront de plus en plus à l'augmentation de la productivité et de la production du maïs. La possibilité de transfert d'un système de reproduction apomictique au maïs existe; si l'on arrive un jour à ce transfert, il permettra aux agriculteurs qui préfèrent cultiver les VPL de bénéficier de l'hétérosis (CIMMYT, 1996). La décentralisation des activités de recherche des centres internationaux vers leurs programmes régionaux, et des programmes nationaux vers leurs stations régionales responsables des problèmes spécifiques, facilitera l'acceptation des nouvelles variétés améliorées de la part des agriculteurs. Les futures variétés devraient présenter les caractéristiques suivantes: (i) tolérances aux stress biotiques et abiotiques; (ii) efficacité renforcée de l'utilisation de l'eau et des éléments nutritifs; (iii) maturité et architecture de la plante adaptées aux besoins spécifiques de rotations et de schémas de cultures associées. Ces variétés devraient présenter non seulement un rendement potentiel plus élevé mais aussi une meilleure stabilité des performances. Les techniques de sélection assistée par marqueurs avec l'aide des nouveaux outils biotechnologiques pourraient être utilisées par un nombre croissant de programmes de maïs sous les tropiques; elles devraient conduire à des gains de sélection plus rapides et à une amélioration plus efficace des caractères difficiles à travailler. L'attention portée à l'amélioration de la qualité devrait permettre de faire du maïs une matière première pour l'industrie des aliments spéciaux. Grâce à la création de variétés aux valeurs nutritionnelles améliorées, obtenues par la combinaison de la sélection conventionnelle et des techniques d'ingénierie génétique, le maïs passera du rang de céréale secondaire à celui de céréale recherchée pour la fabrication d'aliments nutritionnellement riches. On mettra l'accent sur le développement de types de maïs spéciaux pour la production d'aliments spécifiques et pour des utilisations industrielles. Les types de maïs à utilisations particulières, tels que les mini épis, le maïs cireux, le maïs doux, le maïs à forte teneur en huile et le maïs à forte teneur en amidon, feront l'objet de productions commerciales pour la consommation locale et pour l'exportation.

L'emploi de variétés à taille plus courte et à indice de récolte plus élevé, capables d'utiliser plus efficacement les intrants, facilitera l'adoption des techniques de production améliorées de la part des agriculteurs. Les densités de semis, la gestion de la fertilité des sols et l'utilisation des engrais joueront un rôle clé dans l'augmentation de la productivité. Les contraintes environnementales et de durabilité conduiront à la réduction ou au non travail du sol, à l'adoption de techniques de conservation et à une meilleure compréhension de l'approche des systèmes intensifs pour la culture du maïs. Un meilleur contrôle après récolte des

infrastructures de commercialisation améliorées et une plus grande demande et utilisation du maïs par les industries de l'alimentation et autres, augmenteront considérablement le revenu des agriculteurs.

La participation du secteur privé à la recherche, à la production et à la distribution des semences de maïs devrait s'intensifier. On s'attend à ce que le secteur privé étende ses activités au-delà des environnements favorables à forte productivité et ne se limite pas à la production et à la distribution des semences hybrides. La demande pour tous les types de semences devrait augmenter et le secteur privé pourrait trouver un profit raisonnable dans la production et la distribution des semences à valeur ajoutée de VPL et d'hybrides. L'apomixie pourrait encourager les mouvements dans cette direction. La réglementation en matière de semences, les droits des obtenteurs, la protection des variétés et les droits sur la propriété intellectuelle devraient entrer plus efficacement en vigueur et encourager la participation du secteur privé au développement et à la commercialisation des différents types de semences de maïs. Les nouveaux systèmes non traditionnels de distribution des semences apparus récemment, grâce aux efforts d'assistance et à la participation renforcée des ONG, devraient aussi accélérer l'utilisation des semences améliorées dans des environnements considérés actuellement comme difficiles.

Les améliorations des infrastructures de recherche feront progresser la qualité et l'efficacité de celle-ci. L'utilisation des ordinateurs améliorera la qualité des inventaires de semences, des archives des pépinières, de la gestion des données et de l'analyse et de l'interprétation des résultats. La plupart des traitements et analyses de données seront informatisés et se feront sur des ordinateurs personnels. Avec l'utilisation des moyens électroniques de communication, le transfert et l'échange de données et d'informations deviendront plus efficaces. L'accès aux ressources génétiques et aux réseaux d'information par l'Internet et par la CyberToile devrait intensifier la communication et la coopération entre les chercheurs-maïs. Souhaitons que les responsables politiques fassent leur possible pour que les droits sur la propriété intellectuelle ne deviennent pas un sérieux obstacle à l'échange d'informations, de technologies et de ressources génétiques. Le mandat officiel des Centres internationaux de recherche agricole prévoit le libre accès et la distribution de l'ensemble des ressources génétiques, des technologies et des informations, aux systèmes nationaux de recherche agricole. Malheureusement la tendance montre que face à la protection de la propriété intellectuelle, ce processus est en train de devenir de plus en plus complexe et de plus en plus juridique. En dépit de leurs bonnes intentions, les centres internationaux pourraient ne plus être capables d'assurer un accès équitable aux principales nouvelles technologies du maïs. Les programmes des pays en développement, qui ne pourraient pas payer pour utiliser ces nouvelles technologies, pourraient en souffrir. Si par manque de ressources cette situation devenait plus fréquente, l'ensemble de la production du maïs sous les tropiques pourrait connaître un formidable revers.

Dans ce contexte, les relations entre les secteurs public et privé, qui devront faire l'objet d'accords plus officiels, deviendront particulièrement importantes pour assurer l'accès aux semences et la sécurité alimentaire. Malgré la présence croissante du secteur privé dans la recherche et la production des semences de maïs, l'importance du rôle du secteur public ne devrait pas diminuer. Le développement d'un secteur public et d'un secteur privé forts sera bénéfique pour tous les deux. Le succès de la révolution du maïs sous les tropiques dépendra de la puissance des deux secteurs et des ressources financières et humaines déployées pour la recherche et la production en particulier et pour l'agriculture en général. On doit se souvenir que tout peut attendre sauf l'agriculture.

BIBLIOGRAPHIE

Byerlee, D. & Saad, L. 1993. *CIMMYT's economic environment to 2000 and beyond – a revised forecast.* Mexico, DF, CIMMYT.

CIMMYT. 1996. *CIMMYT in 1995 to 1996. The next 30 years.* Mexico, DF.

Duvick, D.N. *1996. Plant breeding, an evolutionary concept.* Crop Sci., *36: 539-548.*

Duvick, D.N. 1997. Crop improvement – emerging trends in maize. *International Crop Science* II, New Delhi. (in press)

Pingali, P.L. & Heisey, P.W. 1996. Cereal crop productivity in developing countries: past trends and future prospects. In *Proc. Conf. Global Agric. Sci. Policy for the 21st C.*, Melbourne, Australia, p. 51-94.

Smith, M.E. & Paliwal, R.L. 1996. Contributions of genetic resources and biotechnology to sustainable productivity increases in maize. *In* K. Watanabe & E. Pehu, eds. *Plant biotechnology and plant genetic resources for sustainability and productivity.* Austin, TX, USA, R.G. Landes and Academic Press. (in press)

Copyrighted material



PHOTO 1
Plante de maïs tropical haute et feuillue
CIMMYT

PHOTO 2
Une variété bien adaptée qui à la floraison intercepte plus de 85 pour cent des radiations incidentes
H.R.Lafitte





PHOTO 3
Une variété précoce, courte, qui intercepte moins de 45 pour cent des radiations incidentes
H.R.Lafitte



PHOTO 4
La parcelle de gauche a reçu 200 Kg N/ha, tandis que la parcelle de doite n'a reçu aucun engrais
H.R.Lafitte



PHOTO 5
Hybride maïs x tripsacum
CIMMYT



PHOTO 6
Maïs denté blanc
CIMMYT



PHOTO 7
Maïs des hautes terres avec des tiges pourpres et de grandes panicules
CIMMYT



PHOTO 8
Maïs sur un marché en Afrique
CIMMYT



PHOTO 9
Préparation d'aliments à base de maïs
CIMMYT

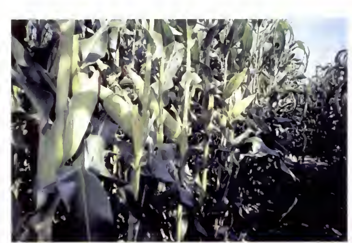


PHOTO 10
Production commerciale du maïs dans un environnement favorable
CIMMYT

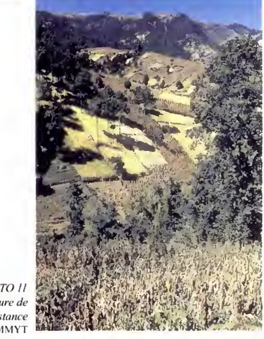


PHOTO 11
Maïs dans une agriculture de subsistance
CIMMYT

Copyrighted material



PHOTO 12
Pourriture de la tige causée par Pythium spp.
CIMMYT



PHOTO 13
Pourriture des tiges causée par Diplodia maydis
CIMMYT



PHOTO 14
Pourriture des tiges causée par Dilpodia maydis
CIMMYT



PHOTO 15
Brûlure septentrionale des feuilles causée par Helminthosporium turcicum
CIMMYT

PHOTO 16
Brûlure des feuilles causée par
Helminthosporium maydis
CIMMYT





PHOTO 17
Souche T de la brûlure des feuilles
CIMMYT

PHOTO 18
Taches foliaires causées par Curvularia sp.
CIMMYT

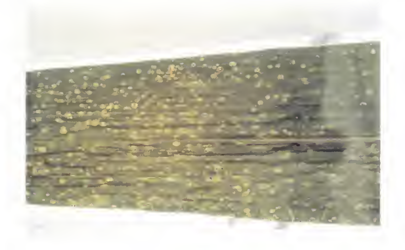




PHOTO 19
Taches brunes causées par Physoderma maydis
CIMMYT

PHOTO 20
Taches foliaires causées par Kabatiella zeae
CIMMYT



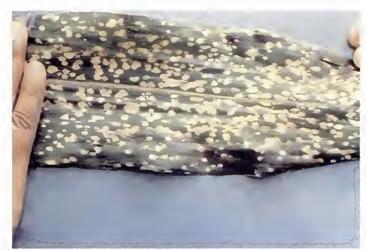


PHOTO 21
Taches foliaires causées par Phaeosphaeria maydis
CIMMYT

PHOTO 22
Rouille commune causée par Puccinia sorghi
CIMMYT





PHOTO 23
Hôte alternatif de la rouille commun, Oxalis spp.
CIMMYT

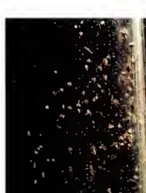



PHOTO 24
Rouille méridionale causée par
Puccinia polysora
CIMMYT



PHOTO 25
Pourriture de l'épi causée par
Diplodia maydis
CIMMYT

Copyrighted material

PHOTO 26
Pourriture de l'épi causée par Diplodia maydis
CIMMYT





PHOTO 27
Pourriture de l'épi causée par Gibberella spp.
CIMMYT

PHOTO 28
Pourriture de l'épi causée par Aspergillus spp.
CIMMYT

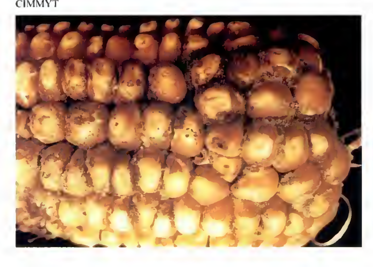




PHOTO 29
Mildiou du sogho causé par
Peronosclerospora sorghi
CIMMYT

Copyrighted material



PHOTO 30
Mildiou du sorgho causé par
Paronosclerospora sorghi
CIMMYT

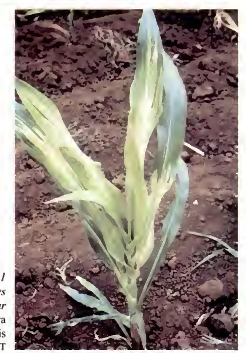


PHOTO 31
Mildiou des Philippines causé par
Peronoscerospora philippinensis
CIMMYT

Copyrighted material



PHOTO 32
Mildiou de la canne à sucre causé par Peronosclerospora sacchari
CIMMYT



PHOTO 33
Mildiou du sorgho causé par Peronosclerospora sorghi
CIMMYT

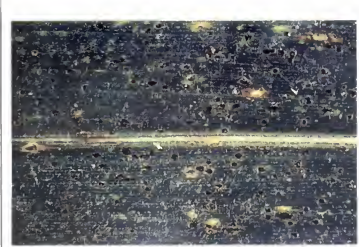


PHOTO 34
Taches goudronneuses causées par Phyllachora maydis
CIMMYT



PHOTO 35
Maladie du rabougrissement du maïs
CIMMYT



PHOTO 36
Maladie du rabougrissement du maïs
CIMMTY



PHOTO 37
Striure du maïs ou maladie des bandes
CIMMYT

PHOTO 38
Striure du maïs ou maladie des bandes
CIMMYT



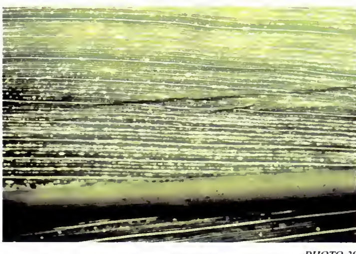


PHOTO 39
Striure fine du maïs
CIMMYT



PHOTO 40
Larves de vers blancs
CIMMYT



PHOTO 41
Dégâts sur racines de maïs causés par les larves du ver blanc
CIMMYT



PHOTO 42
Seconde génération de larves du foreur américain de la canne à sucre (Diatraea saccharalis) *s'alimentant sur une panicule en cours de développement*
CIMMYT



PHOTO 43
Adulte du foreur américain du maïs (Diatraea lineolata)
CIMMYT

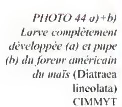


PHOTO 44 a)+b)
Larve complètement développée (a) et pupe (b) du foreur américain du maïs (Diatraea lineolata)
CIMMYT







PHOTO 45
Larve complètement développée du foreur oriental ou asiatique du maïs (Ostrinia furnacalis)
CIMMYT

Copyrighted material

PHOTO 46
Déficience en eau durant la fin de la période végétative de la saison d'hiver Tlaltizapan, Mexico
H.R.Lafitte





PHOTO 47
Une infestation importante de mauvaises herbes est la cause de symptômes de déficience en N, bien qu'une fertilisation azotée adéquate ait été apliquée.
H.R.Lafitte

Copyrighted material

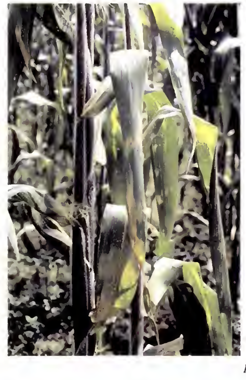


PHOTO 48
Tiges pubescentes de couleur sombre associées à une adaptation aux températures froides
CIMMYT

PHOTO 49
Réduction de la hauteur des plantes au cours de générations successives de la sélection récurrente



CIMMYT



PHOTO 50
Plantules de maïs poussant à travers un mulch protecteur
A.D.Violic





PHOTO 51
Le semoir «matraca» avec des réservoirs pour les semences et l'engrais
A.D.Violic

Copyrighted material

PHOTO 52
Un semoir à rangs multiples utilisés pour le semis avec et sans travail du sol
A.D.Violic





PHOTO 53
Un modèle brésilien de semoir à un rang pour semis sans travail du sol avec un accessoire pour l'engrais
A.D.Violic

Copyrighted material

PHOTO 54

Semoir moderne tiré par un tracteur pour semis sans travail du sol

A.D.Violic





PHOTO 55

Ancien modèle de semoir maïs à deux rangs avec des contres cannelés pour couper le couvert végétal

A.D.Violic

Copyrighted material

PHOTO 56
Le semoir à un rang «chiquita» pour semis sans travail du sol
A.D.Violic





PHOTO 57
Modèle de semoir argentin JR à quatre rangs pour semis sans travail du sol
A.D.Violic

PHOTO 58
Pulvérisateur à herbicide à traction humaine avec un système de pompe actionné par les roues
A.D.Violic





PHOTO 59
Pulvérisateur à herbicide à traction animale avec un système de pompe actionné par les roues
A.D.Violic

PHOTO 60
Contraste entre l'application de chaux + phosphore sur une variété tolérante aux sols acides et une parcelle témoin en Minas Gerais, Brazil
A.D. Violic





PHOTO 61
Une seconde culture de maïs poussant entre les rangs d'une culture de maïs précédente
A.D. Violic



Index alphabétique

A

B

C

D

E

Copyrighted material

N

O

P

Q

R

S

T

U

V

X

Z



Il est certain que le maïs continuera à jouer un rôle majeur dans la sécurité alimentaire. La demande en maïs grain pour l'alimentation animale devrait augmenter d'une façon spectaculaire dans les prochaines années. Pour faire face à cette nouvelle demande, les agriculteurs tropicaux devront accroître leurs productions et leurs productivités. *Le maïs en zones tropicales: amélioration et production* a été préparé par des spécialistes de cette culture, anciens-chercheurs du CIMMYT. Ce livre constitue une mise à jour des connaissances en amélioration du maïs tropical et apporte ainsi une information essentielle, indispensable au développement continu de cette culture. Il devrait être particulièrement utile aux chercheurs et aux responsables du développement concernés par la production du maïs en milieu tropical et subtropical.

ISBN 92-5-204457-4 ISSN 1014-305X

9 789252 044574

TS/P/X7650F/1/11.02/1300